SHOUT
SHARE
IT

QL
1
B722
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
MAR 07 2001
LIBRARIES

Band 49, Hefte 1–4, 1999/2000 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Dr. Gustav Peters, Dr. Dieter Stüning, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 22,50 DM je Heft bzw. 90,– DM je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: JF.CARTHAUS, Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 1–18	Bonn, Dezember 2000

Morphological and mitochondrial-DNA variation in *Rhinolophus rouxii* (Chiroptera)

Nikky M. Thomas

Abstract. A systematic review of the rufous horseshoe bat *Rhinolophus rouxii* was undertaken using morphological data recorded from external, cranial and dental characters and sequence data of the cytochrome b gene of mitochondrial DNA. Individuals of the currently recognised subspecies *R. rouxii rouxii*, *R. rouxii sinicus* and *R. rouxii rubidus* were examined from throughout the range. Data from twenty-two morphological characters were used in multivariate statistical analyses. Molecular data were analysed using parsimony methods. All of the analyses showed a high level of concordance in establishing that *R. sinicus* represents a discrete species. Individuals from Sri Lanka are provisionally referred to *R. r. rubidus*.

Key words. *Rhinolophus rouxii*, *Rhinolophus sinicus*, morphology, mitochondrial DNA, Asia.

Introduction

The family Rhinolophidae Bell 1836 (sensu Corbet & Hill 1992) consists of a single genus, *Rhinolophus* Lacépède, 1799 and is currently considered to include 64 species (Koopman 1993). It has an extensive geographical range. Rhinolophid bats are found throughout the Old World from Europe to Japan, through Africa, south-east Asia, the Philippines, New Guinea and Australia (Corbet & Hill 1992). The first comprehensive review of *Rhinolophus* was included in the two papers by Andersen (1905b, 1918) in which the genus was divided into six groups: *megaphyllus*, *pusillus*, *hipposideros*, *luctus*, *macrotis* and *euryotis*. Tate & Archbold (1939) listed Andersen's synoptic arrangement and updated his groupings to include species and subspecies described since 1918. The *megaphyllus* group was renamed the *ferrumequinum* group. Tate (1943) further modified these groups, dividing the *philippinensis* group into three sections, *philippinensis*, *trifoliatus* and *luctus*, an arrangement which was followed by Ellerman & Morrison-Scott (1951). Recent research includes phylogenetic analysis of the family Rhinolophidae by Bogdanowicz & Owen (1992), and a taxonomic listing by Koopman (1993).

R. rouxii, a member of the *ferrumequinum* group (Tate & Archbold 1939), was described by Temminck (1835) with the type locality listed as Calcutta and Pondicherry, India but restricted to Calcutta by Andersen (1905a). Andersen (1905a) named *R. rouxii sinicus* from Chinteh, China and included *R. rubidus*, *R. cineracens* and *R. rammanika* from Sri Lanka and *R. petersii* from India as synonyms of *R. rouxii*. This view was subsequently followed by Tate and Archbold (1939), Ellerman and Morrison-Scott (1951) and Sinha (1973) and more recently by Corbet & Hill (1992) and Koopman (1993). Bates & Harrison (1997) extended the range of *R. r.*

sinicus to include the Himalayas and Nepal, and additionally recognised the subspecies *R. r. rubidus* Kelaart, 1850 from Sri Lanka.

Recently, a study of the bat fauna of the Indian Subcontinent was undertaken by the Harrison Zoological Museum in collaboration with the Bombay Natural History Society and the Department of National Museums Colombo. During this study, variation was recorded between Himalayan individuals of *R. rouxii*, currently referred to *R. r. sinicus* (sensu Bates & Harrison 1997) and those from peninsular India and Sri Lanka, currently referred to *R. r. rouxii*. The degree of variation observed was greater than that usually found between subspecies, and as such it was hypothesised that *R. rouxii sinicus* may represent a distinct species. The proposed hypothesis was subsequently tested, and a comprehensive taxonomic review of *R. rouxii* from throughout its geographic range carried out using morphometric and molecular analyses.

Materials and Methods

Morphological

In total, 172 adult specimens assigned to *R. rouxii* were examined for this study, listed in "Species diagnoses". The material, in the form of study skins and skulls, or fluid preserved specimens, was held in the collections of the Harrison Zoological Museum, Sevenoaks (HZM) or was loaned from natural history museums in Europe, North America and the Indian Subcontinent. These included the Natural History Museum, London (BM); Museum National D'Histoire Naturelle, Paris (CG); The Hungarian Museum of Natural History, Budapest (HM); American Museum of Natural History, New York (AMNH); and the Bombay Natural History Society (IN / MM). In addition, a number of voucher specimens were collected personally on 3 field trips to Tamil Nadu, Karnataka and Uttar Pradesh in India and Southern Province in Sri Lanka. The majority were caught in a hand-held butterfly net whilst the bats were resting in their diurnal roosts, such as caves, mosques and farm buildings, whilst others were collected in Japanese mist-nets erected in open sites. They were prepared as either dry skins and skulls, or as wet specimens preserved in 70% ethyl alcohol.

Morphological characters were examined in all specimens in order to provide detailed diagnostic descriptions of taxa. In addition, bacula were prepared where possible, as described by Thomas et al. (1994). Measurements were taken of twenty-six morphological characters, as described by Bates & Harrison (1997), using dial calipers accurate to 0.1 mm. Of these, twenty-two characters (11 post-cranial, 8 cranial and 3 dental) were used in the multivariate statistical analyses. They are listed below and correspond to those of Bogdanowicz and Owen (1992) who studied the phylogeny of the genus *Rhinolophus*.

1) Forearm length (FA)
2) Length of 5th metacarpal (5MET)
3) Length of 4th metacarpal (4MET)
4) Length of 3rd metacarpal (3MET)
5) Length of 2nd metacarpal (2MET)
6) Length of 1st phalanx of 5th finger (1V)
7) Length of 2nd phalanx of 5th finger (2V)
8) Length of 1st phalanx of 4th finger (1IV)
9) Length of 2nd phalanx of 4th finger (2IV)
10) Length of 1st phalanx of 3rd finger (1III)
11) Length of 2nd phalanx of 3rd finger (2III)
12) Condylocanine length (CCL)
13) Palatal length (PL)
14) Maxillary breadth (M^3-M^3)
15) Upper tooth row (C^1-M^3)
16) Anterior palatal width (C^1-C^1)
17) Post orbital breadth (POB)
18) Zygomatic breadth (ZB)
19) Mastoid breadth (MB)
20) Basioccipital width (BOW)
21) Mandible length (ML)
22) Mandibular tooth row (C_1-M_3)

Complete data for each of the twenty-two characters listed were recorded for 113 of the 172 individuals measured. This data set was divided into operational taxonomic units (OTU's) for use in the multivariate analyses. It was necessary to pool specimens from several localities into one OTU, which were defined on the basis of collecting gaps and potential physiographic barriers. In order to avoid the formation of OTU's with geographic variation within them, each proposed OTU was checked for within-group geographic variation by single-linkage cluster analysis of cases. If a proposed OTU appeared to be heterogeneous it was split accordingly.

Geographical variation was examined by undertaking discriminant analysis. This procedure generated a set of discriminant functions which provide the best discrimination between the OTU's analysed. Euclidean distances were calculated between each OTU from standardised variables. All analyses were undertaken using SPSS Base 8.0. All twenty-two characters were included in the analyses. Males and females were analysed separately to eliminate any variation due to sexual dimorphism. Specimens included in the discriminant analyses are listed in "Species diagnoses".

Molecular

Samples of wing membrane for molecular analysis were collected from nine specimens of *R. rouxii* and one specimen of *R. ferrumequinum* currently held in the collections of the Harrison Zoological Museum, Sevenoaks (HZM). Wing punches were collected from each specimen using 8mm sterile biopsy punches and stored in tissue collection buffer (6M NaCl, 20% DMSO [Dimethylsulphoxide]) at –20°C. Due to a lack of available material, DNA of *R. rouxii* from Myanmar and China was not sequenced. Specimens used in the analyses are listed in "Species diagnoses".

The DNA was extracted from the wing membrane using a standard protinase K digestion method involving chloroform extractions (Worthington-Wilmer & Barratt 1996). Using the polymerase chain reaction (PCR) (Mullis & Faloona 1987), two segments of mtDNA were amplified with the universal primers H15149 (Kocher et al. 1989), L14724, H15915 and L15513 (Irwin et al. 1991). The primer names refer to the 3' position of the primers relative to human mtDNA light (L) or heavy (H) strands (Anderson et al. 1981). PCR amplifications were performed in 50 ml reaction volumes containing 2 ml deoxynucleoside triphosphate mix (dATP, dCTP, dGTP and dTTP), 5 ml of Bioline KCl buffer, 0.3 ml of each primer (concentration 25 pM), 0.1 ml of Taq polymerase and 2 ml template DNA, made up to a final volume of 50 ml with sterile double distilled water. The amplification cycle was 94°C for 30 s, 45°C for 45 s and 72°C for 45 s. Reactions were run for 32 cycles.

Sequencing was carried out using the Sanger (Sanger et al. 1977) direct double-stranded sequencing method described by Hillis et al. (1996). Two modifications to the method were made, namely the addition of DMSO to the sequencing reaction to overcome problems related to template reannealing (Winship 1989), and the use of Sequenase (Version 2.0 kit US Biomedical) as the DNA polymerase (Green et al. 1989). DNA sequences were read into Macvector version 4.0, and multiple sequence alignment was carried out using DAPSA version 3.8 (Harley 1995). A single data set of 525 bp per individual was constructed of aligned sequence data.

The character-based approach of parsimony analysis was used to construct phylogenetic trees using PAUP (phylogenetic analysis using parsimony) version 3.0 for the Apple Macintosh (Swofford 1990) and HENNIG86 version 1.5 for IBM (Farris 1988). Exact searches were undertaken in PAUP using the branch-and-bound algorithm. The reliability of branches on the trees obtained was estimated by performing a bootstrap analysis using a branch-and-bound search with 100 replications. In HENNIG86, variable nucleotide positions were treated as unordered discrete characters. Trees were calculated using implicit enumeration, and in addition, the successive-approximations approach to character weighting was used, with the process being continued until the same tree was obtained on two successive passes (Farris 1969). Confidence in tree topology was further assessed using Jac (Farris et al. 1996), a program which performs random resampling on molecular data sets to produce a tree showing confidence frequencies in nodes. Jac replications were set at 10000. *Rhinolophus ferrumequinum* from the UK was used as the outgroup in all analyses.

Results

Morphological

Ten OTU's were designated for the 113 individuals analysed (Table 1). Discriminant analysis undertaken on males indicates clearly that the populations cluster into four distinct groups, between which there is no overlap (Fig. 1). Cluster A comprises individuals of *R. rouxii* from Sri Lanka, the states of Goa, Karnataka, Maharashtra and Orissa in peninsular India and southern Myanmar, and is characterised by positive values along the first discriminant function. Cluster B comprises *R. rouxii* from Mysore in Karnataka and from the state of Tamil Nadu, southern India and is characterised by positive values along the second discriminant function. Cluster C comprises of *R. rouxii* from the state of Uttar Pradesh, northern India and Nepal. Cluster D comprises of *R. rouxii* from China. Both clusters C and D are characterised by negative values along both discriminant functions. The first two discriminant functions account for 84.7% of the total variance. A geographical representation of each cluster is shown in Fig. 2.

Table 1: Operational taxonomic units (OTU's) and sample sizes (n) used in morphological analyses.

OTU	Locality	n
1	Kalutara, Matale, Pussahena, Ruwanwella – Sri Lanka	18
2	Coonoor, High Wavy Mountains, Mysore, Shevaroy Hills – India	17
3	Kodura – India	2
4	Barchi, Colva, Devikop, Jog Falls, Savantvadi, Sirsi, Supa, Talewadi – India	31
5	Asgani, Bombay, Karnala – India	11
6	Udyagiri – India	10
7	Mussoorie – India	6
8	Godavari, Parchung – Nepal; Darjeeling – India	8
9	Toungoo – Myanmar	1
10	Chungan Hsien, Wanhsien, Yenping – China; Lam Tao Island – Hong Kong	9

Discriminant analysis undertaken on females shows the populations clustering into three distinct groups which do not overlap (Fig. 3). Cluster E comprises of individuals of *R. rouxii* from Sri Lanka, the states of Goa, Karnataka, Maharashtra, Orissa, Andhra Pradesh and Tamil Nadu in peninsular India. This cluster is characterised by positive values along the first discriminant function. Cluster F comprises of individuals of *R. rouxii* from Uttar Pradesh, northern India and Nepal, and is characterised by negative values along the first discriminant function. Cluster G comprises of individuals of *R. rouxii* from China, and is characterised by negative values along the first discriminant function and positive values along the second discriminant function. The first two discriminant functions account for 79.7% of the total variance. A geographical representation of each cluster is given in Fig. 4.

Euclidean distances (Table 2a, b) show populations of *rouxii rouxii* and *rouxii sinicus* to be relatively well separated, with the largest distances in the Table being between the Chinese population (OTU 10) and populations from Myanmar (9), peninsular India (2–6) and Sri Lanka (1). Relatively small distances between the Chinese population and those from northern India (7) and Nepal (8) indicate that these populations represent a taxon discrete from the other populations examined. Distances between both the Sri Lankan and Koduran (3) populations when compared to all other populations of *R. r. rouxii* examined are relatively great, suggesting possible subspecific variation within this taxon.

Table 2: Euclidean distances between nine OTU's designated for a) male individuals b) female individuals.

a. Males

Operational Taxonomic Unit	OTU 1	OTU 2	OTU 4	OTU 5	OTU 6	OTU 7	OTU 8	OTU 9
1								
2	7.461							
4	4.705	4.107						
5	4.464	4.159	2.817					
6	6.634	3.381	2.826	3.726				
7	6.758	4.313	5.297	5.359	5.566			
8	7.140	6.113	6.803	6.613	6.977	3.235		
9	5.209	6.066	3.523	4.072	5.109	6.662	8.176	
10	9.293	10.433	10.497	10.481	10.621	7.609	5.422	11.476

b. Females

Operational Taxonomic Unit	OTU 1	OTU 2	OTU 3	OTU 4	OTU 5	OTU 6	OTU 7	OTU 8
1								
2	7.225							
3	5.098	8.635						
4	4.448	3.795	5.755					
5	5.100	2.997	7.070	2.610				
6	7.056	3.231	8.792	3.684	2.851			
7	5.545	7.256	6.904	5.205	6.052	6.387		
8	6.276	8.700	7.742	6.291	6.831	6.866	3.390	
10	7.698	11.091	8.708	8.351	9.492	9.797	5.059	4.233

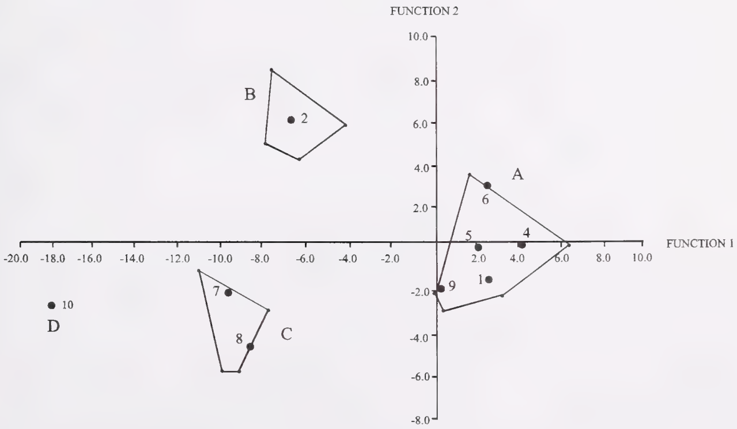


Fig. 1: Ordination of all designated OTU's along the first two discriminant functions from analysis of 56 male specimens. Numbers correspond to OTU means. Lines indicate the extent of scatter of individual specimens. OTU's are listed in Table 1.

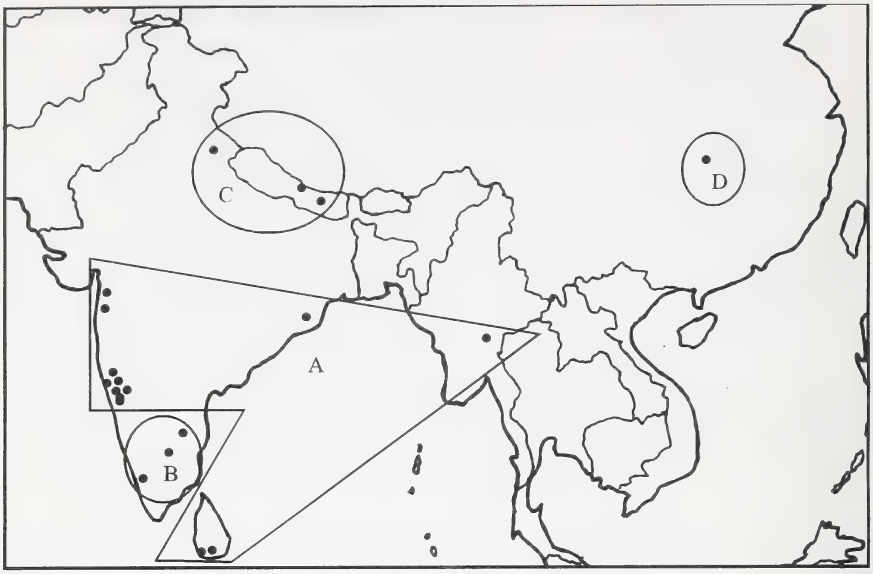


Fig. 2: Geographical representation of clusters A-D from discriminant analysis of male individuals.

Molecular

Results from the mtDNA sequence analyses undertaken showed a similar pattern of variation. Sequence divergence between *R. rouxii* from Sri Lanka and peninsular India and *R. rouxii sinicus* from northern India ranges from 8.6–13.3% (Table 3) (GenBank accession numbers AF109649–AF109652).

Exact searches generated two most parsimonious trees of length 151, consistency index 0.860 and retention index 0.865. There were 64 parsimony informative characters in the data set. The topology of the strict concensus tree (Fig. 5a) was supported by results from the bootstrap analysis of 100 replicates. The ingroup consists of two clades, one comprising of populations of *R. r. sinicus* from northern India, the

Table 3: Genetic distances of mtDNA for taxa of *Rhinolophus rouxii*.

	Taxa	a	b	c	d	e	f	g	h	i
a	*R. ferrumequinum*, U.K.									
b	*R. rouxii* High Wavy Mtns., S. India	0.121								
c	*R. rouxii* Colva, Goa, S. India	0.089	0.121							
d	*R. rouxii* Matale, Sri Lanka	0.107	0.120	0.039						
e	*R. rouxii* Matale, Sri Lanka	0.098	0.117	0.036	0.011					
f	*R. rouxii* Matale, Sri Lanka	0.109	0.124	0.036	0.011	0.009				
g	*R. rouxii* Matale, Sri Lanka	0.100	0.122	0.041	0.020	0.007	0.017			
h	*R. rouxii* Mussoorie, N. India	0.105	0.133	0.086	0.110	0.105	0.112	0.112		
i	*R. rouxii* Mussoorie, N. India	0.103	0.127	0.086	0.104	0.099	0.106	0.106	0.005	
j	*R. rouxii* Mussoorie, N. India	0.103	0.128	0.088	0.106	0.101	0.108	0.108	0.007	0.001

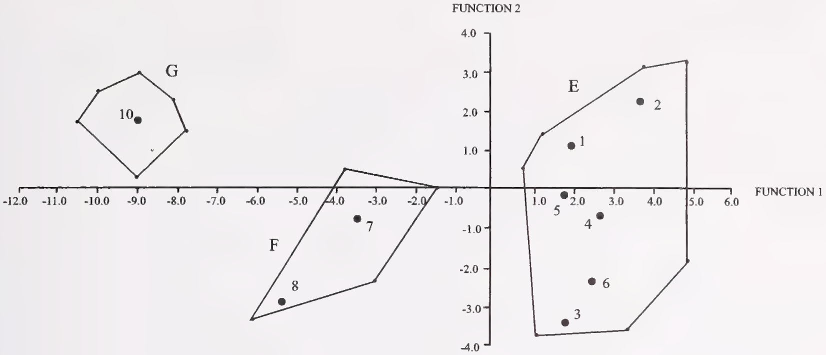


Fig. 3: Ordination of all designated OTU's along the first two discriminant functions from analysis of 57 female specimens. Numbers correspond to OTU means. Lines indicate the extent of scatter of individual specimens. OTU's are listed in Table 1.

other comprising of the remaining taxa. Sequence divergence between the two clades ranges from 8.6–13.3%. The latter clade shows *R. rouxii* from High Wavy Mountains, southern India as sister to a clade comprising *R. rouxii* from Colva, southern India and Matale, Sri Lanka. The individual from Colva is sister to the Sri Lankan clade. Between the Sri Lankan and southern Indian populations, sequence divergence is 3.6–4.1% for the Colva population and 11.7–12.4% for the

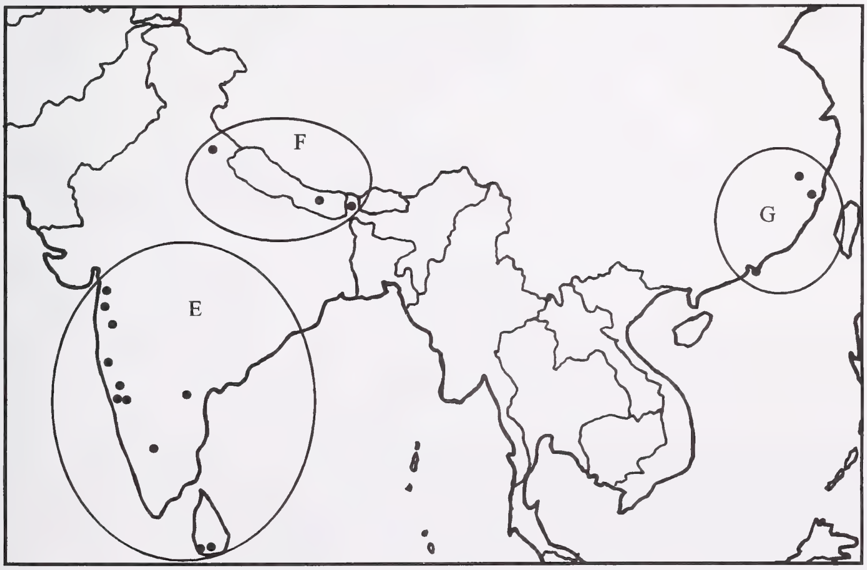


Fig. 4: Geographical representation of clusters E-G from discriminant analysis of female individuals.

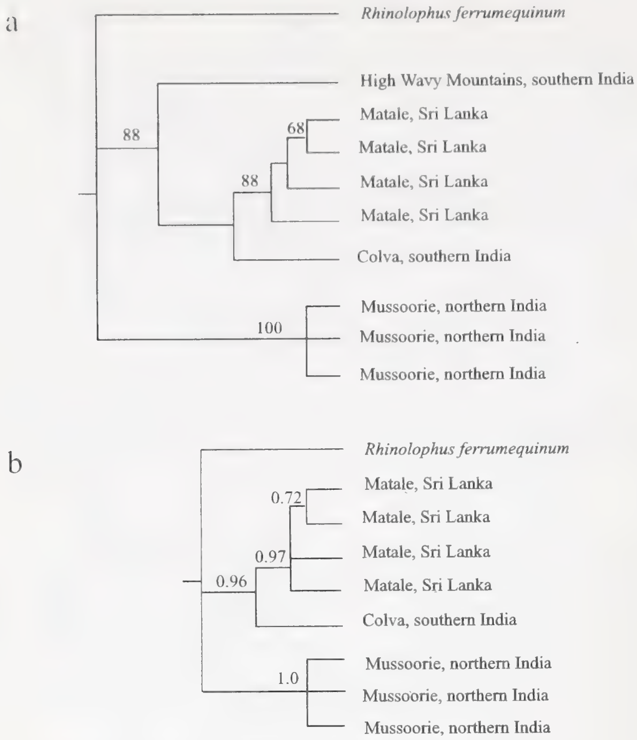

a
Rhinolophus ferrumequinum
High Wavy Mountains, southern India
Matale, Sri Lanka
Matale, Sri Lanka
Matale, Sri Lanka
Matale, Sri Lanka
Colva, southern India
Mussoorie, northern India
Mussoorie, northern India
Mussoorie, northern India
88
68
88
100
b
Rhinolophus ferrumequinum
Matale, Sri Lanka
Matale, Sri Lanka
Matale, Sri Lanka
Matale, Sri Lanka
Colva, southern India
Mussoorie, northern India
Mussoorie, northern India
Mussoorie, northern India
0.72
0.97
0.96
1.0

Fig. 5a/b: (a) Strict consensus of 2 most parsimonious trees generated by exact analysis of sequence data. Numbers on branches represent bootstrap node confidence values from 100 replications. (b) Jac support tree. Numbers on branches represent confidence frequencies in nodes as quantified by parsimony jacknifing with Jac (Farris 1995).

High Wavy Mountain population. The values for the Jac (Farris 1996) tree are shown in Fig. 5b. Tree topology supports the results obtained, showing high confidence frequencies for all nodes.

Description of species

Rhinolophus sinicus (Andersen, 1905a)
Chinese horseshoe bat

Rhinolophus rouxii sinicus Andersen 1905a: 98; Chinteh, Anhwei, China.

External characters (measurements included in Table 4): A medium-sized Rhinolophid, with an average forearm length of 47.4 mm (range 45.5–50.0 mm). The ears average 17.8 mm in length (15.8–20.0 mm), being smaller than those of *R. rouxii*. The noseleaf is shorter and narrower than in *R. rouxii*, averaging 12.5 mm in maximum height and 7.7 mm in maximum width. The lancet is broad and short with a well-defined tip (Fig 6a). The base of the sella is broad. In side view, the superior connecting process of the sella is bluntly rounded off, with the base of the sella projecting slightly forwards and downwards. The wing morphology differs significantly to that of *R. rouxii*. The forearms and metacarpals of *R. sinicus* average 4.7% shorter than in *R. rouxii*. However the phalanges, with the exception of the second

Table 4: External, cranial and bacular measurements (mm) of specimens of *R. rouxii* from Sri Lanka, peninsular India and Myanmar and *R. sinicus* from northern India, Nepal and China.

	R. rouxii								*R. sinicus*							
	Sri Lanka				Peninsular India / Myanmar				Himalayan India / Nepal				China / Hong Kong			
	mean	range	s	n	mean	range	s	n	mean	range	s	n	mean	range	s	n
Tail length	26.7	23.0–30.0	1.7	20	26.6	22.0–33.0	2.4	70	25.6	21.5–30.0	2.1	17	26.0	26.0–26.0	–	1
Hind foot length	9.7	9.0–11.0	0.6	22	11.2	7.2–12.8	0.7	74	8.6	7.5–10.0	0.7	19	9.0	9.0– 9.0	–	1
Tibia length	21.1	18.8–23.5	0.9	25	22.6	18.9–26.1	1.2	93	19.5	18.1–21.2	0.8	22	19.3	17.7–20.3	0.7	15
Ear length	20.5	20.0–22.0	0.7	19	19.5	14.5–24.0	1.6	72	17.8	15.8–20.0	1.3	17	19.0	19.0–19.0	–	1
Forearm length	47.3	45.0–50.0	1.4	29	48.9	44.6–52.3	1.5	97	47.5	45.8–50.0	1.2	22	47.3	45.5–49.2	1.2	14
Length 5th metacarpal	37.9	36.0–40.0	0.2	29	38.9	35.9–41.2	1.1	93	38.3	36.9–39.8	0.8	22	37.6	35.8–39.0	0.8	15
Length 4th metacarpal	37.7	34.7–40.6	1.2	29	38.7	35.1–41.2	1.1	93	37.1	35.2–38.9	0.8	22	36.4	34.2–37.9	0.9	15
Length 3rd metacarpal	36.9	34.8–38.9	1.1	29	37.8	34.8–40.1	0.9	93	36.3	34.7–38.0	0.8	22	35.1	34.0–36.4	0.8	15
Length 2nd metacarpal	39.1	37.4–41.4	1.1	29	40.3	36.7–43.0	1.1	92	38.6	36.3–40.6	1.1	22	36.6	34.8–39.4	1.2	15
Length 1st phalanx 5th finger	11.3	10.2–12.4	0.5	29	11.8	10.1–13.2	0.6	92	12.3	11.5–13.2	0.5	22	12.3	11.7–12.8	0.4	15
Length 2nd phalanx 5th finger	12.5	11.2–14.1	0.6	29	13.5	9.0–15.5	0.9	92	12.1	11.0–13.2	0.6	22	11.5	10.3–12.5	0.6	15
Length 1st phalanx of 4th finger	10.3	9.5–11.1	0.4	29	10.8	9.2–12.2	0.6	92	11.4	10.7–12.5	0.4	22	11.5	11.1–12.1	0.3	15
Length 2nd phalanx of 4th finger	12.6	11.2–14.4	0.7	29	13.7	11.6–15.3	0.8	91	13.7	11.9–14.9	0.7	22	13.9	12.8–15.1	0.7	15
Length 1st phalanx 3rd finger	14.4	13.0–15.4	0.5	29	14.9	13.3–16.3	0.6	92	15.4	14.5–16.2	0.4	22	15.1	14.4–15.8	0.4	15
Length 2nd phalanx 3rd finger	20.6	18.1–23.1	1.3	29	22.4	18.2–25.0	1.5	91	22.5	21.0–23.6	0.7	21	23.2	21.5–24.6	1.0	15
Greatest length of skull	21.8	20.6–22.8	0.7	17	22.4	20.9–23.6	0.6	76	20.7	20.0–21.5	0.4	15	20.2	19.9–20.7	0.3	9
Condylocanine length	18.7	17.7–19.7	0.6	21	19.2	17.5–20.9	0.6	88	17.7	17.2–18.4	0.3	16	17.1	16.7–17.7	0.3	12
Length of palate	2.4	2.0– 2.7	0.2	24	2.4	2.0– 3.0	0.2	94	2.1	1.9– 2.4	0.1	20	1.8	1.5– 2.1	0.1	13
Width across upper molars	7.8	7.6– 8.1	0.2	24	8.2	7.6– 8.8	0.2	94	8.0	7.6– 8.6	0.3	21	7.6	7.2– 7.8	0.2	10
Length of upper toothrow	8.5	7.7– 9.0	0.4	26	8.6	8.0– 9.2	0.3	94	7.7	7.4– 8.1	0.2	21	7.3	7.0– 7.7	0.2	15
Width across upper canines	5.5	5.1– 6.0	0.3	24	5.8	5.3– 6.3	0.2	94	5.3	4.9– 5.8	0.2	21	5.0	4.8– 5.2	0.1	13
Interorbital breadth	2.3	2.1– 2.5	0.1	24	2.4	2.0– 2.8	0.2	92	2.5	2.3– 2.7	0.1	19	2.6	2.1– 2.8	0.2	13
Zygomatic breadth	10.7	10.1–11.6	0.3	19	11.2	10.5–11.9	0.3	87	10.4	10.0–10.9	0.3	19	10.2	9.6–10.4	0.2	11
Mastoid breadth	9.9	9.4–10.6	0.3	20	10.3	9.6–10.8	0.2	90	9.5	9.3– 9.7	0.1	18	9.3	9.0– 9.5	0.1	13
Basioccipital width	0.9	0.8– 1.1	0.1	18	1.1	0.7– 1.3	0.1	87	1.1	0.9– 1.3	0.1	18	1.0	0.8– 1.2	0.1	13
Length of mandible	14.9	13.8–15.9	0.5	26	15.3	14.0–16.3	0.5	92	13.8	13.4–14.5	0.3	21	13.2	12.7–13.8	0.3	15
Length of lower toothrow	9.2	8.4– 9.9	0.4	26	9.3	8.5–10.0	0.4	92	8.3	8.0– 8.7	0.2	21	7.8	7.1– 8.2	0.3	15
Greatest height of noseleaf	13.8	13.3–14.2	0.4	7	13.6	11.8–15.5	1.2	16	12.7	10.8–13.6	0.7	12	12.2	11.3–13.5	0.7	9
Greatest width of noseleaf	8.9	8.0– 9.9	0.7	7	8.3	7.1– 9.1	0.5	16	7.9	7.5– 8.5	0.4	12	7.4	6.6– 8.0	0.4	9
Greatest length of baculum	2.6	2.5– 2.7	0.1	2	2.2	1.9– 2.5	0.2	5	2.1	1.9– 2.2	0.1	3	–	–	–	–
Greatest width of baculum	0.8	0.8– 0.8	0.02	2	0.7	0.5– 0.9	0.2	5	0.6	0.4– 0.6	0.1	3	–	–	–	–

phalanx of the fifth finger, average 4.5% longer. This wing structure is similar to that of *R. affinis*, although when these two species are found sympatrically, as at Nala Pani Cave in Mussoorie (30.27'N 78.06'E), *R. affinis* is absolutely larger in all respects. The pelage is soft and silky, and is generally rich russet brown on the back and paler on the belly.

Cranial and dental characters: *R. sinicus* has characteristically small cranial measurements, with condylocanine length ranging from 16.7–18.4 mm (Table 4). The skull is narrow, having an average zygomatic breadth of 10.3 mm, and a mastoid breadth of 9.4 mm. The palate is short, its anterior border lies adjacent to the metacone of the first upper molar m^1; it averages 1.9 mm in length (Fig. 7a). This is in contrast to the longer palate of *R. rouxii* which averages 2.4 mm in length. The dentition is not as robust as *rouxii*, having short upper and lower toothrows, averaging 7.5 mm and 8.1 mm respectively. The upper canine is not in contact with the second upper premolar (pm^4) and the first upper premolar (pm^2) is usually situated in the toothrow. The second lower premolar (pm_3) is often displaced from the toothrow, with the first (pm_2) and third (pm_4) premolars in contact.

Bacular morphology: The shaft of the baculum is long, parallel-sided and generally straight, thickening towards the base. The base is slightly expanded, and the tip is simple and unexpanded (Fig. 8a). The average length is 2.1 mm, and the average width 0.5 mm.

Distribution: *R. sinicus* ranges from southern China, through Nepal and into northern India (Fig. 9). Localities include:
India: Himachal Pradesh: Solan (Das 1986); Uttar Pradesh: Mussoorie (Blandford 1888–91; HZM); Dhakuri (Wroughton 1914); West Bengal: Darjeeling (BMNH); Pashok (Sinha 1973); Sikkim: Tashiding (Bhat 1974).
Nepal: Sipuri (Fry 1925); Thankot; Parchung (BMNH); Godavari; Pulchowki (HZM); Num (FMNH).
China: Sichuan Province: Wanhsien; Fujian Province: Yungan; Nanping; Hebei Province: Ichang; Zheijiang Province; Tunglin; Yunnan: Likiang (Allen 1938).
Hong Kong: Lam Tao Island (BMNH).

Variation: At present, all specimens are referred to the nominate race *R. s. sinicus*. However, those from northern India and Nepal average slightly larger in body and skull size than individuals from China, particularly in condylocanine length, the length of the upper and lower toothrows and the length of the mandible. In addition, the noseleaf in individuals from China is slightly shorter and narrower.

Specimens examined: (S) denotes inclusion in discriminant analysis, (D) denotes inclusion in molecular analysis.
India: Darjeeling, BM.21.1.17.2 (S), BM.79.11.21.57; Mussoorie, HZM.22.28154 (S,D), HZM.23.28155, MM.85 (S), MM86 (S), HZM.21.28153 (S,D), BM.79.11.21.146 (S), BM.79.11.21.149.
Nepal: Godavari, HZM.1.16291 (S), HZM.2.16292, HZM.3.16293 (S), HZM.4.16294 (S); HZM.5.162895 (S), HZM.6.16296 (S), HZM.7.16297 (S), HZM.8.16298, HZM.9.16296; Parchung, BM.21.5.1.3 (S); Thankot, BM.22.5.16.6.
China: Ichang, AM.60217; Nanping, AM.47997, AM.48006, AM.48012 (S), AM.48015 (S), AM.48018 (S), AM.48019, AM.48020 (S), AM.56944, AM.56946; Wanhsien, AM.59607 (S); Yungan, AM.60225 (S), AM.84857 (S), AM.84859 (S).
Hong Kong: Lam Tao Island, BM.66.24 (S).

Habits: In China, *R. sinicus* is common over the southern half of the country. In the south-east it is found at relatively low altitudes of up to 200 metres (656 feet), being recorded from Hebei Province, Fujian Province, Zheijiang Province and Sichuan Province. In the south-west, it is found at higher altitudes of up to 2000 metres (6562 feet), such as a series of specimens collected from southern Yunnan (Allen 1938). In northern India and Nepal, it is restricted to higher elevations. It has been collected at an altitude of 500 metres (1625 feet) in Arunachal Pradesh (Lal 1982); 550 metres (1788 feet) in West Bengal (Bhat, 1974); 862 metres (2800 feet) in Nepal (FMNH) and at 2769 metres (9000 feet) in Uttar Pradesh (Wroughton 1914). In Mussoorie, Uttar Pradesh (1910 metres / 6208 feet), individuals were found by the author roosting in a cave with *R. ferrumequinum* and *R. affinis*. In cold regions, *R. sinicus* hibernates during winter (Blanford 1888–91). It is a largely social species, but segregation of males and females occurs when the females are having their young (Allen 1938).

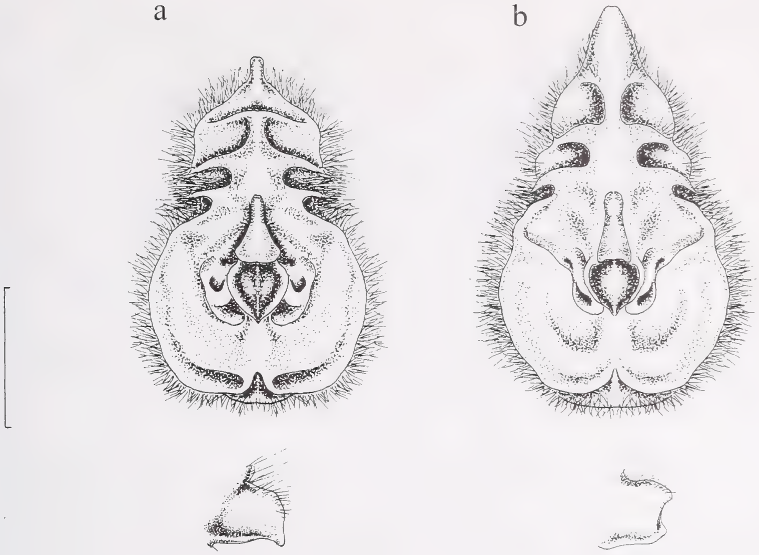


Fig. 6a/b: (a) Noseleaf and sella of *R. sinicus* (HZM.21.28153) from Mussoorie, northern India. Scale = 5 mm. (b) Noseleaf and sella of *R. rouxii* (HZM.11.25681) from Talewadi, southern India. Scale = 5 mm.

Rhinolophus rouxii Temminck, 1835

Rufous horseshoe bat.

Rhinolophus rouxii Temminck, 1835: 30b; Calcutta and Pondicherry, India.
Rhinolophus rubidus Kelaart, 1850: 209; Kaduganava, Sri Lanka.
Rhinolophus fulvidus Blyth, 1851: 182 (error for rubidus Kelaart).
Rhinolophus cinerascens Kelaart, 1852: 13; Fort Frederick, Sri Lanka.
Rhinolophus rammanika Kelaart, 1852: 14; Amanapoora Hill, Kaduganava, Sri Lanka.
Rhinolophus petersii Dobson, 1872: 337; India "precise locality not known".

External characters (measurements included in Table 4): A medium-sized Rhinolophid, with an average forearm length of 48.5 mm (range 44.6–52.3 mm). The ears are larger than in *R. sinicus* averaging 19.7 mm (14.5–24.0 mm). The noseleaf is longer and broader, averaging 13.6 mm in greatest height and 8.5 mm in greatest width. The lancet is tall and narrowly pointed with relatively straight sides (Fig. 6b). The base of the sella is narrow in frontal view. In side view, the superior connecting process of the sella is more rounded than in *R. sinicus*, and the base does not project downwards. In the wing, *R. rouxii* has a longer forearm and longer metacarpals than in *R. sinicus*, however, the phalanges are shorter by an average of 4.5%. The pelage is soft and silky, and ranges from orange to buffy brown. Empirical evidence suggests a seasonal bias in colour with orange and rufous tints predominating from October to April and the paler phases being more common from May to September (Bates & Harrison 1997).

Cranial and dental characters: The skull is more robust than in *R. sinicus*, with condylocanine length averaging 19.1 mm (17.5–20.9 mm) (Table 4). The skull is relatively broad, having a zygomatic breadth averaging 11.1 mm and a mastoid breadth of 10.2 mm. The palate is longer than in *R. sinicus*, its anterior border is at a level of the mesostyle of the first upper molar (m^1); it averages 2.4 mm in length (Fig. 7b). The dentition is relatively robust, having upper and lower toothrows which average 8.6 mm and 9.3 mm respectively. The upper canine is not in contact with the second upper premolar (pm^4) and the first upper premolar

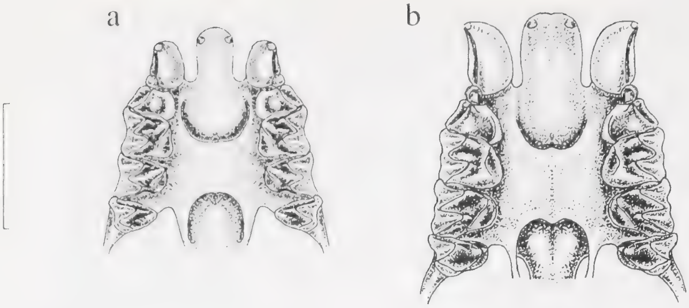


Fig. 7a/b: (a) Right maxillary dentition and palate of *R. sinicus* (HZM.21.28153) from Mussoorie, northern India. (b) Right maxillary dentition and palate of *R. rouxii* (HZM.12.25682) from Talewadi, southern India.

(pm^2) is usually situated in the toothrow. The second lower premolar (pm_3) is usually situated in the toothrow.

Bacular morphology: The shaft of the baculum is long, parallel-sided and generally straight, thickening towards the base, as in *R. sinicus*. The base is slightly expanded, and the tip is simple and unexpanded (Fig. 8b). Bacula examined were found to be slightly longer and broader than in *R. sinicus*, averaging 2.3 mm and 0.7 mm respectively.

Distribution: *R. rouxii* ranges from Sri Lanka, throughout peninsular India to southern Myanmar (Fig. 9). For a full listing of localities see Bates & Harrison (1997 & in press).

Variation (Table 4): Specimens from Sri Lanka are currently referred to *R. rouxii rubidus* (Bates & Harrison 1997). This taxon is smaller in body and skull size than *R. rouxii rouxii* from peninsular India and Myanmar, but not as small as *R. sinicus*. Noseleaf morphology shows Sri Lankan individuals to have, on average, wider noseleaves covering most of the muzzle, whereas in *R. r. rouxii* from peninsular India and Myanmar the noseleaf is relatively narrow. Cranial characters of Sri Lankan individuals also average smaller, particularly condylocanine length, zygomatic and mastoid breadths, width across the canines and mandibular length. The upper and lower toothrows however, are relatively long averaging almost the same in both Indian and Sri Lankan individuals. Although the bacula of Sri Lankan individuals are longer, the morphology is comparable.

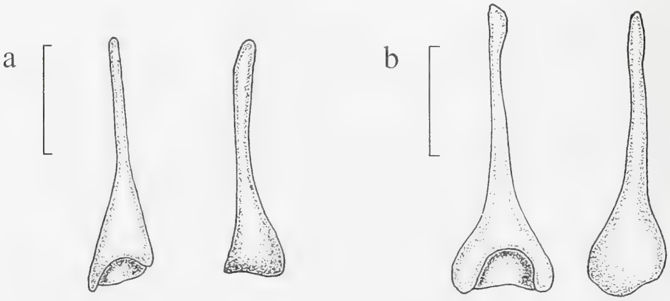


Fig. 8a/b: (a) Baculum (dorsal and right lateral views) of *R. sinicus* (HZM.4.16294) from Godavari, Nepal. Scale = 1 mm. (b) Baculum of *R. rouxii* (IN.62) from Talewadi, India. Scale = 1 mm.

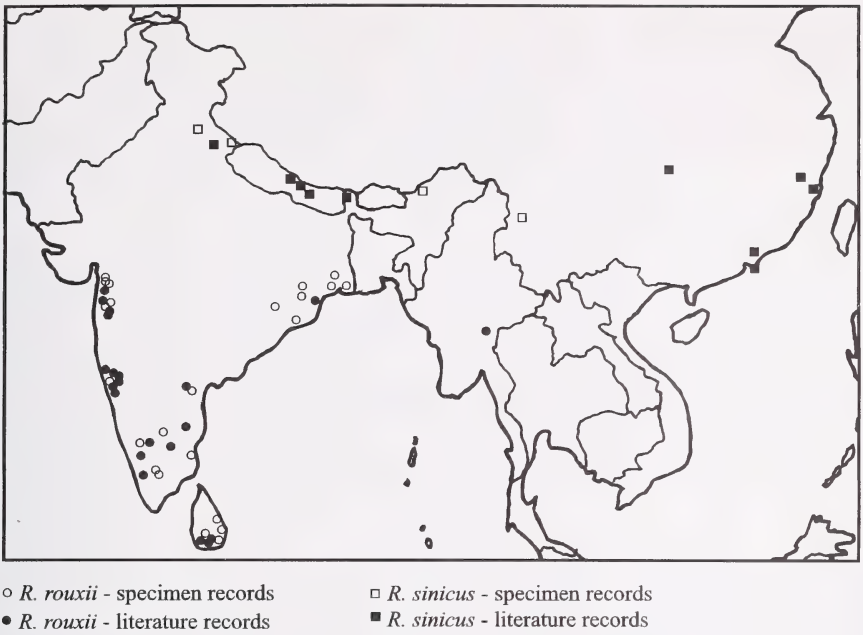

○ *R. rouxii* - specimen records
● *R. rouxii* - literature records
□ *R. sinicus* - specimen records
■ *R. sinicus* - literature records

Fig. 9: Distribution map for *R. sinicus* and *R. rouxii* based on specimens examined for this study and additional literature records from Allen (1938) and Bates and Harrison (1997).

Specimens examined: (S) denotes inclusion in discriminant analysis, (D) denotes inclusion in molecular analysis.
Sri Lanka: Ingiriya, HZM.28.28555, HZM.35.28562, HZM.36.28563, HZM.37.28564; Kalutara, BM.20.9.26.2, BM.20.9.26.3 (S), BM.20.9.26.4 (S), BM.20.9.26.5 (S), BM.20.9.26.6, BM.20.9.26.7 (S), BM.20.9.26.8, BM.20.9.26.9 (S), BM.20.9.26.10 (S), BM.20.9.26.11, BM.20.9.26.12 (S), BM.66.5508 (S), BM.66.5509, BM.66.5510, BM.66.5511, BM.66.5512, BM.66.5513, BM.66.5514, BM.6615, BM.66.5516 (S); Matale, HZM.48.29287 (S,D), HZM.54.29330 (S,D), HZM.74 (S,D), HZM.75 (S,D); Monaragala, HZM.29.28556, HZM.32.28559, HZM.33.28560, HZM.40.28567; Pussahena, HZM.16.27473 (S), HZM.17.27474 (S), HZM.18.27475 (S), HZM.19.27476 (S); Ruwanwella, HZM.19.27476 (S), HZM.20.27477 (S); Wellawaya, HZM.38.28565.
India: Asgani, BM.11.7.18.1 (S); Barchi, BM.12.11.28.7 (S); Benhope, BM.25.10.1.2, BM.25.10.1.3; Bombay, CG.1962-345A (S), CG.1962-345B (S), CG.1962-345C (S), CG.1962-345D (S), CG.1962-345E (S), CG.1962-345F (S), CG.1962-345G (S); Coonor, BM.85.3.20.1 (S); Colva, HZM.27.28159 (S, D); Dandeli, BM.12.11.28.6; Devikop, BM.12.6.29.16 (S), BM.12.6.29.17(S), BM.12.6.29.18(S), BM.12.6.29.19 (S); High Wavy Mountains, MM.20 (S), HZM.24.28156 (D), HZM.25.28157, HZM.26.28158 (D), MM.120; Jog Falls, HM.93.18.1 (S), HM.93.18.2 (S), HM.93.18.3 (S), HM.93.18.4 (S), HM.93.18.5 (S), HM.93.18.7 (S), HM.93.18.8 (S), HM.93.18.9 (S); Karnala, CG.1985-1510 (S), CG.1985-1513 (S), CG.1985-1514 (S); Kodura, BM.30.5.24.53 (S), BM.30.5.24.54 (S), BM.30.5.24.55; Mahableshwar, IN.71; Mysore, MM.24 (S), MM.25 (S), MM.30 (S), BM.13.4.11.8, BM.13.4.11.9, BM.13.4.11.10 (S), BM.13.4.11.11, BM.13.4.11.12, BM.13.4.11.13 (S), BM.13.4.11.14, BM.13.4.11.15, BM.13.4.11.16 (S), BM.13.4.11.17, BM.13.4.11.18 (S), BM.13.11.28.7 (S), BM.18.8.3.18, BM.18.8.3.19 (S), BM.18.8.3.20, BM.18.8.3.21 (S),

BM.18.8.3.22; Savantvadi, BM.11.7.18.2 (S), BM.11.7.18.3 (S), BM.11.7.18.4 (S); Shevaroy Hills, BM.30.5.24.44 (S), BM.30.5.24.45 (S), BM.30.5.24.46 (S), BM.30.5.24.47, BM.30.5.24.48 (S), BM.30.5.24.49, BM.30.5.24.50, BM.30.5.24.51 (S); Sirsi, BM.0.4.1.6, BM.0.4.1.7 (S), BM.0.4.1.8 (S), BM.12.11.28.8 (S), BM.12.11.28.9 (S), BM.12.11.28.10, BM.12.11.28.11 (S), BM.12.11.28.12, BM.12.11.28.13 (S); Supa, BM.12.11.28.14 (S), BM.12.11.28.15 (S); Talewadi, HZM.10.25680 (S), HZM.11.25681 (S), HZM.12.25682 (S), IN.61 (S), IN.64 (S), IN.65 (S); Udyagiri, HM.92.86.1 (S), HM.92.86.2 (S), HM.92.86.3 (S), HM.92.86.4 (S), HM.92.86.5 (S), HM.92.86.6 (S), HM.92.86.7 (S), HM.92.86.8 (S), HM.92.86.9 (S), HM.92.86.10 (S).
Myanmar: Toungoo, BM.27.11.18.4 (S).

Habits: *R. rouxii* is a forest species which is restricted to areas with relatively high rainfall. It is common in the Ghats, Kanara and Konkan regions of India (Brosset 1962) and in the lowlands of Sri Lanka (Phillips 1980). *R. rouxii* favours caves and tunnels for diurnal roosting sites, with colony sizes varying from a few individuals to several hundred. *R. rouxii* is often found to roost sympatrically with *Hipposideros speoris* and other species of Hipposiderid bat. Brosset (1962) observed sexual segregation occurring for part of the year, with the males living alone or in small groups and the females gathering in large colonies of several hundred individuals. The diet is probably primarily composed of grasshoppers, moths (Brosset 1962); beetles, termites, mosquitos and other Diptera (Phillips 1980).

Discussion

Analysis of morphometric and DNA sequence data from populations of *R. rouxii* highlights the need for systematic revision within this taxon. In light of the results obtained from morphological and molecular analyses of individuals from Sri Lanka and India, and additional morphological analyses of individuals from Myanmar, Nepal and China, there is sufficient evidence to recognise the Chinese taxon *sinicus* at the specific level. The range of *R. sinicus* is here considered to include the northern India and Nepalese populations on the basis of morpholgical similarities between individuals from these regions and those from China, and the observed sequence divergence between southern Indian and northern Indian populations. At present therefore, populations from China, the Himalayan region of northern India and Nepal are all referred to the nominate form *R. sinicus*. The range of *R. rouxii* is restricted to Sri Lanka, peninsular India and southern Myanmar. This is contrary to the view of Koopman (1993), but follows the taxonomy of Bogdanowicz (1992) who considered *sinicus* to represent a discrete species without comment.

Discriminant analysis suggests that populations from China, Nepal and northern India, and populations from peninsular India, Myanmar and Sri Lanka comprise two well-differentiated taxa. Taxonomic distances also reflect this pattern of variation. Results of the molecular analyses showed mitochondrial DNA sequence of *R. sinicus* from northern India to average 10.9% different to that of *R. rouxii*. Divergence of this magnitude is similar to that found between reproductively and morphologically distinct species of bat, such as within *Pipistrellus* (Barratt et al. 1997) and within the Subfamily Stenoderminae (Van Den Bussche et al. 1993). Populations of *R. sinicus* have an allopatric distribution relative to that of *R. rouxii*. In such cases, when direct proof of reproductive isolation cannot be obtained, it is considered necessary to decide the status of the isolated populations by inference (Mayr & Ashlock 1991). Previous studies examined the taxonomic relationships of a number of species of horseshoe bat, including *R. ferrumequinum* and *R. clivosus*. It was concluded that these taxa represented good species (Thomas 1997). The degree of difference observed between *sinicus* and *rouxii* in the molecular analyses is comparable to that observed between *R. ferrumequinum* and *R. clivosus*. In the morphometric analyses, *sinicus* and *rouxii* separate more definitively than *ferrumequinum* and *clivosus* (Thomas 1997). These results are comparable with those from other studies, such as Barratt et al. (1997), where species have been designated on the basis of a similar level of sequence divergence.

Within *R. sinicus* there is variation between the Chinese populations and the Indian and Nepalese populations. At present all individuals are referred to the nominate subspecies *R. sinicus sinicus*, however the variation observed suggests that the Indian and Nepalese populations together represent a distinct subspecies, a conclusion supported by examination of morphological characters. However, material from China was not available for use in molecular analyses and as such, it is not considered appropriate to make any formal taxonomic recommendations without examining genetic relationships. Intraspecific variation within *R. sinicus* therefore requires further taxonomic research.

Within *R. rouxii*, variation in morphology was observed between the southern Indian and Sri Lankan individuals which also indicated differentiation at the subspecific level. This variation was not supported by the results of the discriminant analysis, however taxonomic distances clearly separated the Sri Lankan population from those in the High Wavy Mountain region of southern India. The molecular analyses undertaken highlighted substantial diversity within *R. rouxii*. Percentage sequence divergence between the Sri Lankan and Colvan individuals is 3.6–4.1% suggesting a subspecific difference. However, the percentage sequence divergence between the Sri Lankan and High Wavy Mountain populations is 11.7–12.4%, and between the High Wavy Mountain and Colvan popualtions is 12.1%. Due to a lack of material, the variation observed cannot be fully investigated at present, however variation was additionally observed in the discriminant analyses with male individuals from the High Wavy Mountains forming a discrete cluster.

Individuals from Sri Lanka are referred to *R. rouxii rubidus* on the basis of morphological variation, taxonomic distances and the observed sequence divergence between populations in Sri Lanka and mainland India. Until further data are available, individuals from mainland India are referred to the nominate subspecies *R. rouxii rouxii*. This is in agreement with Bates & Harrison (1997).

R. rouxii and *R. sinicus* present an unambiguous case of specific level variation. However, the present study highlights the degree of variation present within species considered by taxonomists to be well defined. Morphometric and molecular analysis of both species has shown there to be a potentially high degree of intraspecific variation present, with possible further divisions at the specific level within *R. rouxii rouxii*. Variation in species with relatively restricted geographical ranges not only has taxonomic implication, but also has implications for conservation. In the "Global Action Plan for Microchiropteran Bats" (Hutson et al. in press), *R. sinicus* and *R. rouxii* are listed as being "lower risk: least concern". At present this is a fair categorisation as both species are relatively widespread throughout their ranges. However, as taxa are split into smaller taxonomic groups, it becomes necessary to establish the ecological requirements of species and subspecies to ensure that they do not become threatened. If for example the population of *R. rouxii* from the High Wavy

Mountains was found to represent a discrete species as suggested by preliminary molecular analyses, its future survival would be dependant on the preservation of a relatively small area of upland forest. However, such potential conservation priorities can only be highlighted if taxonomists are invasive and make full use of modern taxonomic techniques to investigate existing classifications.

Acknowledgements

I would firstly like to thank Dr. David Harrison for the excellent line drawings used to illustrate this paper, and for his invaluable guidance and advice. Many thanks are due to Dr. Paul Bates for support and encouragement, and I am very grateful to him, Professor Paul Racey and Dr. Elizabeth Barratt for their outstanding supervision. Thanks to Peter Whittington and Karen Bates for practical assistance at the museum. I thank the curators of the following collections for access to material for study: the Natural History Museum, London; Museum National D'Histoire Naturelle, Paris; Hungarian Museum of Natural History, Budapest; American Museum of Natural History, New York. Thanks are also due to the Bombay Natural History Society, India, the University of Colombo, Sri Lanka, and the National Museum, Sri Lanka for their collaboration with Harrison Zoological Museum expeditions to India and Sri Lanka. I would also like to thank the AG Side Fund of the Linnean Society of London for financial support of the molecular work undertaken, and the trustees of the Harrison Zoological Museum for overall financial support of the project.

Zusammenfassung

Für eine systematische Revision der Hufeisennase *Rhinolophus rouxii* wurden morphologische Daten externer, cranialer und dentaler Merkmale sowie Sequenzdaten des Cytochrom-b-Gens der mitochondrialen DNA verwendet. Untersucht wurden Individuen der gegenwärtig anerkannten Unterarten *R. rouxii rouxii*, *R. rouxii sinicus* und *R. rouxii rubidus* aus dem gesamten Verbreitungsgebiet. Daten von 22 morphologischen Merkmalen wurden einer multivariaten statistischen Analyse unterzogen. Molekulare Daten wurden mittels Parsimony-Methoden analysiert. Alle Analysen wiesen in hohem Maße darauf hin, daß *R. sinicus* eine eigene Art repräsentiert. Die Population von Sri Lanka wird vorläufig zu *R. rouxii rubidus* gestellt.

References

Allen, G. M. (1938): The mammals of China and Mongolia. – American Museum of Natural History, New York.

Andersen, K. (1905a): On some bats of the genus *Rhinolophus*, with remarks on their mutual affinities, and descriptions of twenty-six new forms. B Proc. zool. Soc. London 2(10): 75–145.

Andersen, K. (1905b): List of the species and subspecies of the genus *Rhinolophus*, with some notes on their geographical distribution. B Ann. Mag. nat. Hist. 7(16): 648–662.

Andersen, K. (1918): Diagnoses of new bats of the families Rhinolophidae and Megadermatidae. B Ann. Mag. nat. Hist. 2: 374–384.

Anderson, S., A. T. Bankier, B. G. Barrell, M. H. L. de Bruijin, A. R. Coulson, J. Dronon, K. Eperton, D. P. Nierlich, B. A. Roe, F. Sanger, P. H. Schrierer, A. J. H. Smith, R. Staden & I. G. Young (1981): Sequence and organisation of the human mitochondrial genome. – Nature, 290: 457–465.

Barratt, E. M., R. Deaville, T. M. Burland, M. W. Bruford, G. Jones, P. A. Racey & R. K. Wayne (1997): DNA answers the call of pipistrelle bat species. – Nature, 387: 138–139.

Bates, P. J. J. & D. L. Harrison (1997): Bats of the Indian Subcontinent. – Harrison Zoological Museum Publications.

Bell, T. (1836): Cheiroptera. B In: Todd, R. B.: The cyclopedia of anatomy and physiology, Vol. 1 pt. 2. Longman Press, London.

Bhat, H. R. (1974): Records and observations on bats of Himalayan region of Uttar Pradesh and West Bengal, India. – J. Bombay nat. Hist. Soc. (1): 51–57.

Blandford, W. T. (1888–1891): The fauna of British India, Mammalia. – Taylor and Francis, London.

Blyth, E. (1851): Report on the Mammalia and more remarkable species of bird inhabiting Ceylon. B J. Asiat. Soc. Beng. 20: 153–185.

Bogdanowicz, W. (1992): Phenetic relationships among bats of the family Rhinolophidae. – Acta theriol. 37: 213–240.

Bogdanowicz, W. & R. D. Owen (1992): Phylogenetic analysis of the bat family Rhinolophidae. – Z. Zool. Syst. Evol. Forsch. 30: 142–160.

Brosset, A. (1962): The bats of central and western India, Part II. – J. Bombay nat. Hist. Soc. 59: 583–624.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1992): The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. – Natural History Museum Publications, Oxford University Press.

Das, P. K. (1986): Studies on the taxonomy and geographical distribution of the species of bat obtained by the Silent Valley (Kerela, India) expedition, 1980. – Records Zool. Surv. India 84: 259–276.

Dobson, G.E. (1872): Brief descriptions of five new species of Rhinolophine bats. – Jl R. Asiat. Soc. Beng: 41: 336-338.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of the Palaearctic and Indian mammals 1758–1946. – British Museum (Natural History), London.

Farris, J. S. (1969): A successive approximations approach to character weighting. – Syst. Zool. 34: 312–335.

Farris, J. S. (1988): Hennig86 version 1.5 manual; software and MSDOS program.

Farris, J. S., V. A. Albert, M. Kallersjo, D. Lipscomb & A. C. Kluge (1996): Parsimony jacknifing outperforms neighbour-joining. – Cladistics 12: 99–124.

Fry, T. B. (1925): Report No. 37a: Nepal. Bombay Natural History Society's Mammal Survey of India, Burma and Ceylon. – J. Bombay nat. Hist Soc. 30: 525–530.

Green, P. M., D. R. Bentley, R. S. Mibashan, I. M. Nilsson & F. Gianelli (1989): Molecular pathology of haemophilia B. – The EMBO Journal 8(4): 1067–1072.

Harley, E. H. (1995): DAPSA: A program for DNA and protein sequence analysis version 3.8. – Department of chemical pathology, University of Cape Town.

Hillis, D. M., B. K. Mable, A. Larson, S. K. Davis & E. A. Zimmer (1996): Nucleic acids IV: Sequencing and cloning – In: Hillis, D. M., C. Moritz & B. K. Mable: Molecular Systematics, 321–378. Sinauer, Sunderland, MA.

Hutson, T., S. Mickleburgh & P. A. Racey (In press): Global Action Plan for microchiropteran bats. – IUCN, Switzerland.

Irwin, D. M., T. D. Kocher & A. C. Wilson (1991): Evolution of the cytochrome b gene in mammals. – J. Mol. Evol. 32: 128–144.

Kelaart, E. F. (1850): Description of new species and varieties of mammals found in Ceylon. – J. Ceylon Brch R. Asiat. Soc. 2: 208–215.

Kelaart, E. F. (1852): Prodromus faunae zeylanicae; contributions to the zoology of Ceylon. – Colombo, 197 pp.

Kocher, T. D., W. K. Thomas, A. Meyer, S. V. Edwards, S. Paabo, F. X. Villablanca & A. C. Wilson (1989): Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. – Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. 86: 6196–6200.

Koopman, K. F. (1993): Chiroptera. – In: D. E. Wilson & D. M. Reeder: Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference, 137-241. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

Lacépède, B. G. E. (1799): Tableaux des divisions, sous divisions, orders et genres des mammifères. – Paris, 78 pp.

Lal, J. P. (1982): Andersen's rufous horseshoe bat, *Rhinolophus rouxii sinicus* Andersen (Chiroptera: Rhinolophidae) from Arunachal Pradesh, India. – J. Bombay nat. Hist. Soc. 79: 402.

Mayr, E. & P. D. Ashlock (1991): Principles of Systematic Zoology. – McGraw Hill, 475pp.

Mullis, K. B. & F. A. Faloona. (1987): Specific synthesis of DNA in vitro via a Polymerase-Catalysed Chain Reaction. – Methods Enzym. 155: 335–350.

Phillips, W. W. A. (1980): Manual of the mammals of Sri Lanka. Part 1. – Wildlife and Nature Protection Society of Sri Lanka, 116 pp.

Sanger, F., S. Nicklen & A. R. Coulson (1977): DNA sequencing with chain terminating inhibitors. – Proc. natn. Acad. Sci. U.S.A. 74: 5463–5467.

Sinha, Y. P. (1973): Taxonomic studies on the Indian horseshoe bats of the genus *Rhinolophus*. - Mammalia 37(4): 603–630.

Swofford, D. L. (1990): PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony version 3.0. – Illinois Natural History Service, Illinois.

Tate, G. H. H. (1943): Results of the Archbold Expedition no. 49. Further notes on the *Rhinolophus philippinensis* group (Chiroptera). – Am. Mus. Novit. 1219: 1–5.

Tate, G. H. H. & R. Archbold (1939): Results of the Archbold Expedition no. 24. Oriental *Rhinolophus*, with special reference to material from the Archbold collections. – Am. Mus. Novit. 1036: 1–12.

Temminck, C. J. (1835): Monographies de mammalogie, tome 2. – Leiden and Paris, 392 pp.

Thomas, N. M. (1997): A systematic review of selected Afro-Asiatic Rhinolophidae (Mammalia: Chiroptera): An evaluation of taxonomic methodologies. – Ph. D. thesis, University of Aberdeen, Aberdeen, United Kingdom, 211 pp.

Thomas, N. M., D. L. Harrison & P. J. J. Bates (1994): A study of the baculum in the genus *Nycteris* (Mammalia, Chiroptera, Nycteridae) with consideration of its taxonomic importance. – Bonn. zool. Beitr. 45(1): 17–31.

Van Den Bussche, R. A., R .J. Baker, H. A. Wichman & M. J. Hamilton (1993): Molecular phylogenetics of Stenodermatini bat genera: congruence of data from nuclear and mitochondrial DNA. – J. mol biol. evol. 10: 944–959.

Winship, P. R. (1989): An improved method for directly sequencing PCR amplified material using dimethyl sulphoxide. – Nucleic Acids Research 17(3): 1266.

Worthington-Wilmer, J. & E. M. Barratt (1996): A non-lethal method of tissue sampling for genetic studies of chiropterans. – Bat Res. news 37(1): 1–3.

Wroughton, R. C. (1914) Report No. 16: Kumaon. Bombay Natural History Society's mammal survey of India, Burma and Ceylon. B J. Bombay nat. Hist. Soc. 22(4): 282–301.

Dr Nikky M. Thomas, Harrison Zoological Museum, Bowerwood House, 15, St Botolphs Road, Sevenoaks, Kent TN13 3AQ, UK.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 19–29	Bonn, Dezember 2000

A new species of *Myosorex* Gray, 1832 (Mammalia: Soricidae) from the Eastern Arc mountains, Tanzania

William T. Stanley & Rainer Hutterer

Abstract. A new species of *Myosorex* is described from the Udzungwa Mountains in eastern Tanzania. It is a small species of the genus, and particularly smaller than the two extant species known to occur in Tanzania, *Myosorex geata* and *M. zinki*. Like these, the new species is restricted to relictual mountain forest in Tanzania.

Key words. Shrews, Soricidae, *Myosorex,* taxonomy, Eastern Arc Mountains, Tanzania.

Introduction

The Eastern Arc mountains contain some of the biota richest in endemics of montane habitats in Africa (Rodgers & Homewood 1982a; Lovett & Wasser 1993), but very little is known about various faunal groups. This is particularly distressing because of the rapid habitat conversion occurring in many Eastern Arc forests. A team from the University of Dar es Salaam and the Field Museum has conducted surveys to document the small mammal fauna of different Eastern Arc forests (Goodman et al. 1995; Stanley et al. 1996, 1998) and augment our knowledge of the unique mammals found in this montane archipelago (Jenkins 1984; Hutterer 1986; Hutterer, Jenkins & Verheyen 1991).

A new species of *Myosorex* from the Udzungwa Mts was already announced by Hutterer, Jenkins & Verheyen (1991) but left undescribed because only two imperfectly preserved specimens were available then. Based on recent surveys in the Udzungwa and Uluguru Mountains, we now have sufficient material of the new species and the little-known *Myosorex geata* (Allen & Loveridge, 1927) at hand. This note serves to formally describe the new species and to present new information for populations of *Myosorex* from the two Eastern Arc mountain ranges.

Material and methods

As part of an overall investigation of the small mammal fauna of the Eastern Arc mountains, we surveyed one forest reserve in each of the Uluguru and Udzungwa mountain ranges. In the Udzungwa Mountains we collected shrews and rodents along an elevational gradient in the Udzungwa Scarp Forest Reserve. *Myosorex* was found at both 1460 and 2000 m, but not at the two lower sites (910 and 600 m). In the Uluguru Mountains, *Myosorex* was found at two sites in the Uluguru North Forest Reserve, one at 1345 m and another at 1535 m.

A total of 25 specimens were examined including 22 that were collected during the recent expedition conducted by Stanley, two collected by members of the Tanzanian-Belgian Rodent Project in 1986 and 1988, and one collected during a Danish expedition in 1984. The specimens were preserved both as conventional skins, skulls and post-cranial skeletons and in fluid with skulls removed. Specimens are deposited in the Field Museum (FMNH), the

University of Dar es Salaam, the Zoologisk Museum, Kopenhagen (ZMUC) and the Rijksuniversitair Centrum, Antwerpen (RUCA). Other critical specimens examined are deposited in the Natural History Museum, London (BM), the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN), the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS), and the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK).

Dimensions of the skins were recorded in the field and include total length (TL), length of head and body (HB), tail length (TV), length of hind foot (including the claw) (HF), length of ear from notch to tip (EAR), and weight in grams (DeBlase & Martin 1974). All linear measurements were recorded to the nearest whole mm, and weight was recorded to the nearest 0.1 gram.

Cranial and dental measurements were recorded to the nearest 0.01 mm using hand held calipers. These measurements, and their abbreviations include condylo-incisive length (CI), basal length (BL), post-palatal length (PPL), upper toothrow length (UTRL), least interorbital width (LIW), bimaxillary width (BW), nasal width (NW), greatest width of the braincase (GW), height of the braincase (PMH), length of mandible including the incisor (M+1), length of lower toothrow (LTR), length of third upper incisor (I3L), length of canine (CL), width of third upper incisor (I3W), width of canine (CW), length of third upper molar (M3L), width of third upper molar (M3W). These dimensions are defined and illustrated in Dippenaar (1977). Two additional measurements are length of upper cheekteeth (P4–M3), and length of lower molar row (m1–3). Only specimens judged to be adult based on the complete fusion of the suture between the basioccipital and the basisphenoid bones were measured. Standard descriptive statistics were derived for each population. Statistical analyses were carried out using Statistica (StatSoft 1984–1994) and SAS (SAS Institute 1982).

Results

Summaries of external and cranial measurements are presented in Tables 1 and 2, respectively. An analysis of variance was conducted to examine differences between sexes and no significant sexual dimorphism was found (Table 3). Subsequently, specimens of both sexes were combined to test for significant differences between the two populations (t test; Table 4). Differences between the Uluguru and Udzungwa populations were highly significant. The Uluguru specimens are identified with *Myosorex geata* (Allen & Loveridge, 1927), the specimens from the Udzungwa Mountains represent a species new to science.

Family Soricidae G. Fischer, 1817
Subfamily Soricinae G. Fischer, 1817
Tribe Myosoricini Kretzoi, 1965

Myosorex kihaulei, new species (Figs. 1, 2)

Holotype. – Fully adult male; skin, skull and postcranial skeleton, FMNH 155619; collected 8 September 1995 by Philip M. Kinaule and W. T. Stanley (WTS 2227).

Paratypes. – FMNH 155457-155460, 155611-155618 and 155620-155622; all were collected in the Udzungwa Scarp Forest Reserve at either 1460 m or 2000 m in August and September, 1995. ZMUC M 2134, body in spirit, skull removed; found dead on road on a tea estate at 1850 m in Mufindi, Luisenga Dam, Udzungwa Mountains, by F. P. Jensen on 12 December 1984. RUCA 10984, animal in spirit, skull removed, collected in Mufindi, Udzungwa Mountains, by members of the Tanzanian-Belgian Rodent Project on 21 December 1988.

Type locality. – The type specimen was collected in the Udzungwa Scarp Forest Reserve in central Tanzania, 19.5 km N, 0.5 km W Chita, 8°20'50" S, 35°56'20" E, 2000 m. The locality is shown in Morogoro Region, Kilombero District on Map series Y742, sheet 233/4, edition 1–TSD (Government of Tanzania 1972), but is currently considered to be in Iringa Region according to Iringa District administrative officials in the area. Some of the paratypes were collected at 2000 m and at a lower site at 1460 m (8°28'30" S, 35°54'25" E) within the forest reserve.

Etymology. – The specific epithet was chosen in honor of Mr. Philip M. Kihaule who is responsible for the success of many of the surveys documenting the natural history of the small mammals of the Eastern Arc mountains, and other important areas of Tanzania. He also collected the type specimen.

Diagnosis and description. - A dark and small-sized *Myosorex* similar to *Myosorex geata* but with smaller features of the skull, such as condylo-incisive length and length of upper tooth row. Fourth upper unicuspids minute and shifted in lingual direction (Fig. 2). Tail on average 47% of head and body length. Although limited to a small number of specimens, inspection of the tubercles of the hindfoot revealed that *Myosorex kihaulei* has larger and more rounded tubercles than *M. geata*.

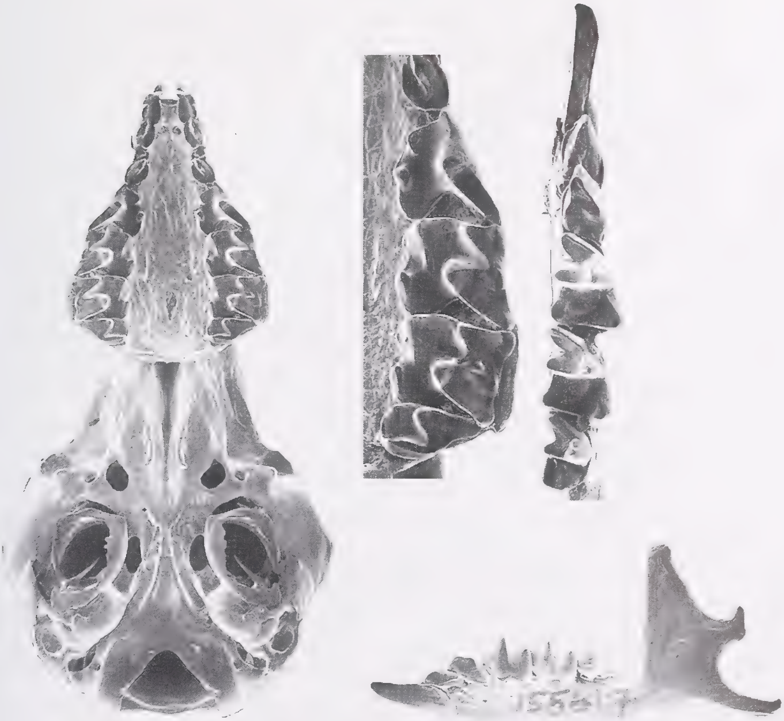
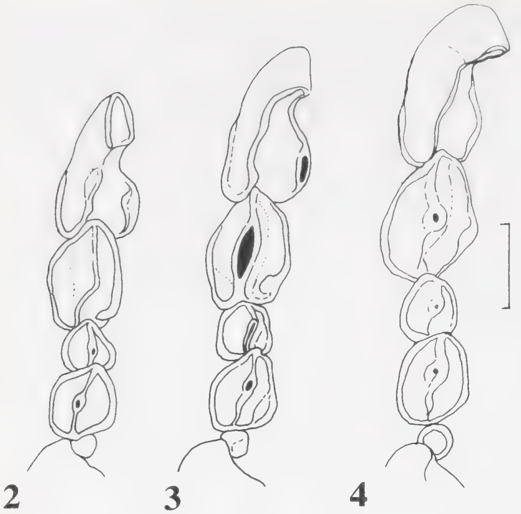


Fig. 1: *Myosorex kihaulei* n. sp., paratype FMNH 155617; cranium in ventral view and left ramus of mandible in labial view, details of the dentition enlarged. SEM-photographs of uncoated skull.



Figs. 2–4: Front dentition of right upper toothrow in occlusal view. 2, *Myosorex kihaulei* n. sp. (RUCA 10984), 3, *M. geata* (RUCA 2305), 4, *M. zinki* (holotype SMNS 4505, reversed). Scale is 1 mm. Note the position of the fourth unicuspid tooth.

External: *Myosorex kihaulei* is a dark animal. Its overall aspect is blackish-brown; the dark body hairs have brownish tips. There is little contrast between dorsal and ventral color. Hindfeet, forefeet and tail similarly dark colored. Fore- and hindfeet bear small claws. The tail is short.

Skull: Small and stout, particularly the snout region (Fig. 1); condylo-incisive length 19.67–20.85 mm, upper toothrow length 7.99–8.99 mm, bimaxillary width 6.25–6.50 mm, greatest width 9.67–10.75 mm, P4–M3 5.17–5.40 mm, m1–m3 4.06–4.34 mm; further values in table 2. Palate with two anterior and one mid-central posterior palatal fissures. Dentition as in *Myosorex* but extra cusplets on upper unicuspids weakly developed; a small cusplet on U1 and almost no trace on U2–4. The fourth upper unicuspid is very small and slightly shifted lingually; posterior boder of third upper unicuspid and the anterior tip of the fourth premolar close or even overlapping (Figs. 1, 2). The lower i2 has two cusps. The condyle of the mandible is wider than high.

External and cranial measurements: Tables 1–4.

Comparisons and remarks. – From Tanzania, only two extant and one extinct species of *Myosorex* are known. The first is *Myosorex geata,* described by Allen & Loveridge (1927) under the name *Crocidura maurisca geata* and based on two specimens collected in October 1926 at Nyingwa and Vituri, both in the Uluguru Mountains. They compared their specimens with *C. maurisca* and concluded: "From the typical *C. maurisca* of Entebbe, Uganda, this mountain race seems to differ in its darker color and shorter tail". Heim de Balsac (1967) was the first to recognize that this taxon instead belongs to the genus *Myosorex*, and since then it was regarded as species *Myosorex geata*. Our observations and data of the crania support this view (Tab. 2). *M. geata* was known from the type and paratype only; our new specimens considerably broaden the basis for comparison. Like *M. kihaulei*, *M. geata* is a dark shrew. Externally, both are very similar (Tab. 1). Cranially they differ significantly in size (Tabs 2 and 4) and in details of the upper dentition (Fig. 3). First incisor and

Table 1: External measurements for samples of two populations of *Myosorex*, given as mean, min-max, and (standard deviation). Measurements for the holotype and paratype of *Myosorex geata* as described by Allen and Loveridge are also given.

External measurement	N	Total length	Head & body	Tail length	Hindfoot	Ear	Weight
Udzungwa							
male	8	115.1 111–121 (3.4)	76.7 70–81 (3.5)	40.2 36–44 (2.4)	13.2 12–14 (0.7)	8.2 7–9 (0.7)	10.5 8.6–12 (1.2)
female	2	117.5 109–126 (12.0)	76 72–80 (5.6)	41.3 40–43 (1.5)	12.5 12–13 (0.7)	9 9–9 (0)	8.5 8–9 (0.7)
Uluguru							
male	3	113.3 108–118 (5.0)	72.3 68–75 (3.8)	40.7 40–41 (0.6)	13.7 13–14 (0.6)	7 6–8 (1)	10.1 9.8–10.5 (0.5)
female	3	113 109–117 (4)	72 70–74 (2)	41.3 40–43 (1.5)	12.7 12–14 (1.1)	7.3 5–9 (2.1)	8.6 7.6–10 (1.2)
Type material							
M. GEATA Holotype (male)	1	–	75	40	10	8	–
M. GEATA Paratype (female)	1	–	65	45	10	5	–

unicuspids are heavier, additional cusplets are present on all three upper unicuspids, and the fourth upper unicuspid is in line with the other three; there is no contact or overlap between the posterior edge of the third unicuspid and the anterior tip of the fourth premolar.

Myosorex zinki Heim de Balsac & Lamotte, 1956, the only other extant species of *Myosorex* known from Tanzania (Grimshaw, Cordeiro & Foley 1995), is a much larger animal (Table 5). Heim de Balsac (1957) and Heim de Balsac & Lamotte (1956) compared it to the large *M. blarina* Thomas, 1906 from the Rwenzori Mountains. Meester & Dippenaar (1978) treated *zinki* as a subspecies of *blarina,* while Hutterer regarded it as a separate species (Grimshaw, Cordeiro & Foley, 1995). The skull of the holotype (SMNS 4505) is broken, but the condylo-incisive length has been estimated as 23.20 mm (versus 21.02 in *M. kihaulei*), upper toothrow length is 9.62 mm (versus 8.59), and the length of m1–3 is 4.53 (versus 4.22). The anterior upper dentition is much longer (Fig. 4).

Myosorex robinsoni Meester, 1955, an extinct taxon described from Pleistocene beds of Swartkrans, South Africa (Meester 1955), is smaller than *M. kihaulei* in dental measurements (Tab. 5). The species is also known from Pleistocene and Pliocene deposits in Tanzania and Ethiopia (Butler & Greenwood 1979, Wesselman 1984). Therefore the hypothesis had to be tested whether the extant *Myosorex* from

Table 2: Selected cranial measurements of *Myosorex* from the Uluguru and Udzungwa Mountains. See text for descriptions of measurements. Cranial measurements for the holotype of *Myosorex geata* as described by Allen and Loveridge are also given.

	UDZUNGWA		ULUGURU		
	Male (n = 8)	Female (n = 2)	Male (n = 3)	Female (n = 3)	Holotype
CI	20.18 19.67–20.85 (0.44)	20.34 19.87–20.81 (0.66)	20.94 20.66–21.12 (0.24)	20.85 20.70–20.99 0.14	21
BL	17.98 17.14–18.50 (0.48)	18.05 17.73–18.36 (0.44)	18.73 18.42–18.96 (0.28)	18.62 18.46–18.86 0.21	
PPL	9.16 8.77–9.45 (0.23)	9.03 8.98–9.08 (0.07)	9.30 9.12–9.42 (0.16)	9.24 9.18–9.30 0.06	9
UTR	8.54 7.99–8.88 (0.26)	8.76 8.53–8.99 (0.32)	9.11 8.99–9.18 (0.10)	9.01 8.92–9.12 0.10	8.5
LIW	4.33 4.06–4.50 (0.13)	4.16 4.08–4.23 (0.10)	4.39 4.23–4.53 (0.15)	4.45 4.34–4.58 0.12	
BW	6.39 6.25–6.50 (0.09)	6.37 6.26–6.47 (0.10)	6.41 6.35–6.47 (0.06)	6.48 6.40–6.56 0.08	
NW	2.91 2.82–3.00 (0.07)	2.90 2.85–2.95 (0.07)	2.96 2.91–3.05 (0.07)	3.04 3.03–3.05 0.01	
GW	10.42 9.67–10.75 (0.33)	10.38 10.38–10.38 (0.00)	10.53 10.48–10.64 (0.09)	10.55 10.32–10.69 0.20	10.3
HBC	6.43 6.26–6.58 (0.12)	6.46 6.45–6.47 (0.01)	6.66 6.61–6.75 (0.07)	6.54 6.34–6.73 0.19	
MI	12.55 12.19–12.82 (0.20)	12.68 12.51–12.85 (0.01)	13.07 13.01–13.13 (0.06)	13.06 12.97–13.20 0.12	
LT	7.75 7.27–8.06 (0.29)	8.07 7.83–8.32 (0.35)	8.26 8.16–8.32 (0.09)	8.19 8.10–8.30 0.10	8
I3L	0.49 0.44–0.58 (0.05)	0.56 0.54–0.58 (0.03)	0.44 0.40–0.51 (0.06)	0.43 0.42–0.44 0.01	
CL	0.77 0.67–0.89 (0.08)	0.84 0.79–0.89 (0.07)	0.82 0.78–0.85 (0.03)	0.77 0.71–0.82 0.05	
I3W	0.49 0.44–0.58 (0.05)	0.53 0.51–0.55 (0.02)	0.57 0.53–0.60 (0.04)	0.53 0.50–0.56 0.03	
CW	0.69 0.64–0.73 (0.03)	0.72 0.72–0.73 (0.01)	0.73 0.72–0.74 (0.01)	0.70 0.68–0.73 0.02	
M3L	1.54 1.46–1.60 (0.05)	1.57 1.54–1.61 (0.05)	1.62 1.58–1.65 (0.04)	1.60 1.54–1.63 0.05	
M3W	0.89 0.87–0.91 (0.01)	0.87 0.83–0.92 (0.06)	0.95 0.90–1.00 (0.05)	0.92 0.87–0.95 0.04	

Table 3: F values from one-way anovas (effect = sex) of populations of *Myosorex* from the Uluguru and Udzungwa Mountains. None were significant at the 0.05 level.

Cranial measurements	Uluguru 3 males, 3 females	Udzungwa 8 males, 2 females
CI	0.32	0.17
BL	0.31	0.03
PPL	0.33	0.59
UTR	1.35	0.96
LIW	0.29	2.94
BW	1.75	0.10
NW	2.75	0.02
GW	0.01	0.02
HBC	1.10	0.14
MI	0.03	0.66
LT	0.75	1.90
I3L	0.08	4.60
CL	1.76	1.20
I3W	2.52	0.99
CW	2.91	2.19
M3L	0.30	0.84
M3W	0.61	0.78

the Udzungwa Mountains could represent a living population of *M. robinsoni*. This hypothesis, however, must be rejected. Apart from the small size of *M. robinsoni*, structural differences exist between the two taxa. In *M. robinsoni* the four upper unicuspids are subequal in size and all in one line (Butler & Greenwood 1979, fig. 9). The lower second incisor has only one cusp, a primitive condition not found in any

Table 4: Results of test for significant differences in cranial measurements from two populations of *Myosorex* from the Uluguru and Udzungwa Mountains. Results are presented as means for each of the two samples for each measurement, t-value and p. P values below 0.05 are in bold.

Cranial measurements	Uluguru (n = 6)	Udzungwa (n = 10)	t-value	p
CI	**20.89**	**20.22**	**–3.47**	**0.00**
BL	**18.68**	**17.99**	**–3.46**	**0.00**
PPL	9.27	9.13	–1.45	0.17
UTR	**9.06**	**8.59**	**–3.98**	**0.00**
LIW	4.42	4.30	–1.76	0.10
BW	6.44	6.39	–1.31	0.21
NW	**3.00**	**2.91**	**–2.77**	**0.01**
GW	10.54	10.41	–1.00	0.33
HBC	**6.60**	**6.43**	**–2.61**	**0.02**
MI	**13.06**	**12.57**	**–5.57**	**0.00**
LT	**8.23**	**7.82**	**–3.11**	**0.008**
I3L	0.44	0.46	0.52	0.61
CL	0.79	0.78	–0.22	0.83
I3W	0.55	0.50	–2.12	0.05
CW	0.72	0.70	–1.43	0.17
M3L	**1.61**	**1.55**	**–2.77**	**0.01**
M3W	**0.93**	**0.89**	**–2.63**	**0.02**

other *Myosorex* species. Butler & Greenwood (1979) in their classical study of the Olduvai shrews also provide some measurement of postcranial elements which show that *M. robinsoni* also had shorter limbs than *M. kihaulei*. The humerus of the Tanzanian population of *M. robinsoni* measures 8.33 mm (n=8) in length, while that of *M. kihaulei* measures 8.78 mm (n=7). Femur length is 9.27 mm (n=2) in *M. robinsoni* and 9.56 mm (n=7) in *M. kihaulei*. The relationships of the fossil *M. robinsoni* are not yet clear. Butler & Greenwood (1979) state that it "is a close relative of the living *M. geatus* and *M. cafer tenuis*", while Butler (1998) concludes that "*Myosorex robinsoni* is related, but not directly ancestral, to the extant South African species *Myosorex cafer* and *Myosorex varius*".

Comparisons of *M. kihaulei* to other species in the genus (but are not known from Tanzania) are as follows. *Myosorex varius* (Smuts, 1832) can be distinguished from *M. kihaulei* in color, being paler above and below, with a much stronger contrast between the both regions. Cranially the species is somewhat larger on average (Tab. 5). *M. varius* also occurs in grassland, while all other species occur in forest. It is known from South Africa, and perhaps from a population in eastern Zimbabwe (Meester & Dippenaar 1978).

Myosorex schalleri Heim de Balsac, 1967 is smaller than *M. kihaulei* in cranial dimensions (Table 5); it differs clearly by its very long tail (about 80% of HB) and details of the skull and dentition. The species is known only by the holotype which is a juvenile.

Other named extant species of *Myosorex* are considerably larger than *M. kihaulei* (Table 5) and require no further comparison.

Distribution. – So far, *Myosorex kihaulei* has been recorded in the Udzungwa Mountains, Tanzania. Future surveys may record this species from other montane habitats in eastern Africa.

Table 5: Comparison of some cranial and dental measurement (mm) of species of *Myosorex*, based mainly on the holotypes.

Taxon	CI	UTRL	P4–M3	m1–3	Source
M. robinsoni	–	8.53	4.55	4.01	Meester 1955; Butler & Greenwood 1979
M. schalleri	18.90	8.40	–	–	holotype MNHN 1981–1107
M. kihaulei	21.02	8.59	5.13	4.22	holotype FMNH 155621
M. geata	21.15	9.05	5.36	4.28	RUCA 2305
M. varius	21.5	9.0		4.29	ZFMK
M. tenuis	21.7	9.5			holotype BM 4.9.1.22
M. okuensis	21.89	9.30	5.62	4.27	holotype ZFMK 69.376
M. blarina	22.1	10.8	–	–	holotype BM
M. babaulti	22.42	9.48	5.64	4.60	ZFMK 68.545
M. eisentrauti	22.60	9.27	5.18	4.10	holotype ZFMK 69.372
M. rumpii	22.70	9.69	5.66	4.56	holotype ZFMK 69.375
M. longicaudatus	22.75	9.93	5.43	4.27	ZFMK 82.135
M. zinki	23.20	9.62	5.52	4.35	holotype SMNS 4505
M. cafer	23.2	9.8	–	–	Meester & Dippenaar 1978
M. sclateri	25.2	10.5	–	–	holotype BM 4.12.3.12

Conservation. – *Myosorex kihaulei* was discovered in submontane and montane habitats in an area already nominated for increased conservation status. Rogers & Homewood (1982b) called for more protection for the Udzungwa Scarp Forest Reserve and suggested that it was second only to Mwanihana in biodiversity value for the Udzungwa Mountains. The discovery of a new species of shrew within this forest heralds the probability that there are many other organisms that live in this forest and which have not yet been described. The habitat that supports this unique fauna must be conserved.

Discussion

We place *Myosorex* here in the tribe Myosoricini Kretzoi, 1965, of which it is the type genus (Kretzoi 1965). It has long been known that this genus shows some ancestral characters (Heim de Balsac 1966). A biochemical study by Maddalena & Bronner (1992) has shown that *Myosorex* is not closely related to either Soricini/ae or Crocidurini/ae, the latter being the taxon in which *Myosorex* was most often placed. Although Kretzoi's name is available, as pointed out for example by Jammot (1983) and Hutterer (1993, 1995), extant *Myosorex* were recently regarded by some authors (Bedford, Bernard & Baxter 1998) as members of the Crocidosoricinae, a taxon named by Reumer (1987) to cover some extinct Miocene shrews of Europe. The phylogenetic relationships between Crocidosoricinae and extant *Myosorex* have never been investigated, but even if investigation demonstrate a closer relationship between the two groups the name Myosoricini would have formal priority.

Myosorex kihaulei may not be the last addition to this genus from Africa. We have another series from the Rungwe Mountains under study which has not been allocated to any taxon yet. A further problem is the status of an isolated *Myosorex* population occurring in eastern Zimbabwe and adjacent Mozambique (Smithers 1983), which Heim de Balsac (1967) referred to as *Myosorex* near *geata,* while Meester et al. (1986) referred to the same population as *Myosorex cafer* (Sundevall, 1846). These animals are small and may approach *M. geata* or *M. kihaulei*. This population and other populations from further south require careful study in order to analyze the real diversity of the genus.

Acknowledgements

We acknowledge the kind assistence of our colleagues, H. Baagoe (Copenhagen), F. Dieterlen (Stuttgart), P.D. Jenkins (London), M. Tranier (Paris), and W. Verheyen (Antwerp), who provided new material or made museum specimens available for comparison. We thank the Tanzania Commission of Science and Technology for permission to conduct research in Tanzania. This work was supported by grants from the National Geographic Society (#5244–94 and #5711–96). Kim M. Howell, Charles A. Msuya, Maiko J. Munissi and Barry O'Connor gave us valuable support in the field. Norbert Cordiero and Gustav Peters made valuable comments on the manuscript.

Zusammenfassung

Es wird eine neue Spitzmaus der Gattung *Myosorex* (Soricidae) aus den Udzungwa Bergen in Ost-Tansania beschrieben. *Myosorex kihaulei* ist eine der kleinsten Arten der Gattung und deutlich kleiner als die beiden bisher aus Tansania bekannten Arten *Myosorex geata* und *M. zinki.* Alle drei Arten sind auf isolierte Bergwälder Tansanias beschränkt.

References

Allen, G. M. & A. Loveridge (1927): Mammals from the Uluguru and Usambara Mountains, Tanganyika Territory. – Proc. Boston Soc. Nat. Hist. 38: 413–441.

Bedford, J. M., R. T. F. Bernard & R. M. Baxter (1998): The 'hybrid' character of the gametes and reproductive tracts of the African shrew, *Myosorex varius,* supports its classification in the Crocidosoricinae. – J. Reprod. Fertility 112: 165–173.

Butler, P. M. (1998): Fossil history of shrews in Africa. – pp. 121-132, in Wójcik, J. M. & M. Wolsan (eds), Evolution of shrews. Mammal Research Institute, PAS, Bialowieza. 458 pp.

Butler, P. M. & M. Greenwood (1979): Soricidae (Mammalia) from the Early Pleistocene of Olduvai Gorge, Tanzania. – Zool. J. Linn. Soc. 67: 329–379.

DeBlase, A. F. & R. E. Martin (1974): A manual of mammalogy with keys to the families of the world. – Dubuque, W. C. Brown. 329 pp.

Dippenaar, N. J. (1977): Variation in *Crocidura mariquensis* (A. Smith, 1844) in southern Africa, Part 1 (Mammalia: Soricidae). – Ann. Transvaal Mus. 30:163–206.

Goodman, S. M., W. D. Newmark, W. T. Stanley & K. M. Howell (1995): The Ambangulu Forest, West Usambara Mountains, Tanzania: a threatened Eastern Arc forest. – Oryx 29: 212–214.

Grimshaw, J. M., N. J. Cordeiro & C. A. H. Foley (1995): The mammals of Kilimanjaro. – J. East Afr. Nat. Hist. 84: 105–139.

Heim de Balsac, H. (1957): Insectivores de la famille des Soricidae de l'Afrique orientale. – Zool. Anz. 158: 143–153.

Heim de Balsac, H. (1966): Faits nouveaux concernant l'évolution cranio-dentaire des Soricinés (Mammifères Insectivores). Comptes Rendus des Séances de L'Académie des Sciences, 263: 920–923.

Heim de Balsac, H. (1967): Faits nouveaux concernant les *Myosorex* (Soricidae) de l'Afrique orientale. – Mammalia 31: 610–628.

Heim de Balsac, H. & M. Lamotte (1956): Evolution et phylogénie des Soricidés Africains. – Mammalia 20: 140–167.

Hutterer, R. (1986): Diagnosen neuer Spitzmäuse aus Tansania (Mammalia: Soricidae). – Bonn. zool. Beitr. 37: 23–33.

Hutterer, R. (1993): Order Insectivora. Pp. 69–130, in Mammal Species of the World, a taxonomic and geographic reference, Second ed. (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1206 pp.

Hutterer, R. (1995): Order Insectivora. Pp. 69–130, in Mammal Species of the World, a taxonomic and geographic reference, Second, corrected edition (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 1206 pp.

Hutterer, R., P. D. Jenkins, & W. N. Verheyen (1991): A new forest shrew from southern Tanzania. – Oryx 25: 165–168.

Jammot, D. (1983): Evolution des Soricidae. Insectivora, Mammalia. – Symbioses 156: 253–273.

Jenkins, P. D. (1984): Description of a new species of *Sylvisorex* (Insectivora: Soricidae) from Tanzania. – Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.) 47(1): 65–76.

Kretzoi, M. (1965): *Drepanosorex* – neu definiert. – Vertebrata Hungarica 7: 117–129.

Lovett, J. C. & S. K. Wasser, eds (1993): Biogeography and ecology of the rain forests of eastern Africa. – Cambridge University Press, Cambridge.

Maddalena, T. and G. Bronner (1992): Biochemical systematics of the endemic African genus *Myosorex* Gray, 1838 (Mammalia; Soricidae). – Israel J. Zool. 38: 245–252.

Meester, J. A. J. (1955): Fossil shrews of South Africa. – Annls Transvaal Museum 22: 271–278.

Meester, J. & N. J. Dippenaar (1978): A new species of *Myosorex* from Knysna, South Africa (Mammalia: Soricidae). – Annls Transvaal Museum 31: 29–43.

Meester, J. A. J., I. L. Rautenbrach, N. J. Dippenaar & C. M. Baker (1986): Classification of Southern African mammals. – Transv. Mus. Monogr. 5: 1–359.

Reumer, J. W. F. (1987): Redefinition of the Soricidae and the Heterosoricidae (Insectivora, Mammalia), with the description of the Crocidosoricinae, a new subfamily of Soricidae. – Rev. Paléobiol. 6: 189–192.

Rodgers, W. A. & K. M. Homewood (1982a): Species richness and endemism in the Usambara mountain forests, Tanzania. – Biol. J. Linn. Soc. 18: 197–242.

Rodgers, W. A. & K. M. Homewood (1982b): Biological values and conservation prospects for the forests and primate populations of the Uzungwa Mountains, Tanzania. – Biol. Conserv. 24: 285–304.

SAS Institute (1982): SAS user's guide: basics. Statistical Analysis System. – SAS Inc., Raleigh, North Carolina.

Smithers, R. H. N. (1983): The mammals of the Southern African subregion. – University of Pretoria Press, Pretoria, South Africa.

StatSoft (1984–1994): Statistica for Windows. – StatSoft, Tulsa Oklahoma, 3 vols.

Stanley, W. T., S. M. Goodman & R. Hutterer (1996): Notes on the insectivores and elephant shrews of the Chome Forest, South Pare Mountains, Tanzania (Mammalia: Insectivora et Macroscelidea). – Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierkde Dresden 49: 131–147.

Wesselman, H. B. (1984): The Omo micromammals: systematics and paleoecology of early man sites from Ethiopia. – Contrib. Vertebr. Evol. 7: 1–219.

William T. Stanley, Division of Mammals, Field Museum, Chicago, Illinois, 60605, USA; Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 31–38	Bonn, Dezember 2000

Les micromammifères du Djoudj (Delta du Sénégal) par l'analyse du régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba*

Khalilou Ba, Laurent Granjon, Rainer Hutterer & Jean-Marc Duplantier

Abstract. We have analyzed barn owl pellets collected from various stations of the Parc National des Oiseaux du Djoudj (Sénégal). Rodents represent nearly 88% of the prey, shrews 7.5% and birds less than 5%. Rodents belong to at least 9 species of three different subfamilies (Murinae, Gerbillinae and Dipodinae), and shrews belong to 4 species of the genus *Crocidura*. *Mastomys* spp. are the most numerous rodents (71.5%), followed by *Arvicanthis niloticus* (20%), the other species representing only between 0.2 and 3% each. The two species of *Mastomys* present in the region, namely *M. erythroleucus* and *M. huberti*, are indistinguishable on the basis of skull morphology. *A. niloticus* is probably underrepresented because of its partially diurnal rhythm of activity. More than half of the shrews found in the pellets were of the species *Crocidura nanilla*, and one third of *C. lusitania*. Prey diversity reflects well the composition of the small mammal community of the Sénégal river delta region, characterized by a mosaic of different habitats.

Key words. Small mammals, barn owl, pellets, Sénégal.

Introduction

Situé à 60 km au nord de St-Louis du Sénégal, par 16°30' de latitude Nord et 16°10' de longitude Ouest, le Parc National des Oiseaux du Djoudj (PNOD) s'étend sur une superficie de 16 000 ha (Fig. 1). Il a été créé en 1971 afin de sauvegarder un échantillon naturel des paysages du delta du fleuve Sénégal, aujourd'hui dominés par la riziculture. C'est l'un des sites d'hivernage les plus fréquentés d'Afrique par les oiseaux migrateurs (Dupuy & Larivière 1978). Ce sont les oiseaux qui rendent le Djoudj si important sur le plan bio-écologique, les grands et moyens mammifères y étant relativement peu nombreux (Dupuy 1971). Aucun inventaire des micromammifères n'y a été à ce jour réalisé, seules quelques captures occasionelles de gerbilles et gerboises (Duplantier et al. 1991) et l'analyse d'un petit lot de pelotes de chouette effraie (Yalden 1994) ont été publiées. Les résultats présentés ci-après peuvent donc être considérés comme une liste préliminaire du peuplement micromammalien. Les pelotes ayant été récoltées en différents points du Parc, ceci permet également d'aborder la variabilité du régime de l'effraie à l'échelle de cette zone protégée et donc de la distribution spatiale des micromammifères de cette même zone.

L'intérêt de l'utilisation des restes retrouvés dans les pelotes de chouette effraie pour la connaissance des faunes locales de micromammifères a été souligné à de nombreuses reprises (voir Libois 1984 pour une synthèse). La qualité de la représentativité quantitative des différentes espèces-proies est en revanche une question plus débattue (Yom-Tov & Wool 1997 et références incluses). Ne disposant pas de données de piégeage contemporaines à la période d'accumulation et de récolte des pelotes, nous ne discuterons pas ce point, mais essayerons d'évaluer la qualité de l'inventaire des micromammifères fourni par cette analyse, par rapport à la liste des espèces supposées présentes dans la région (Duplantier et al. 1997). Le régime alimentaire de la chouette effraie en Afrique est surtout connu par des travaux effectués en Afrique du Sud (voir Fry et al. 1988 et Wilson 1987). En Afrique de l'Ouest de rares études quantitatives, souvent basées sur de petits échantillons, ont été

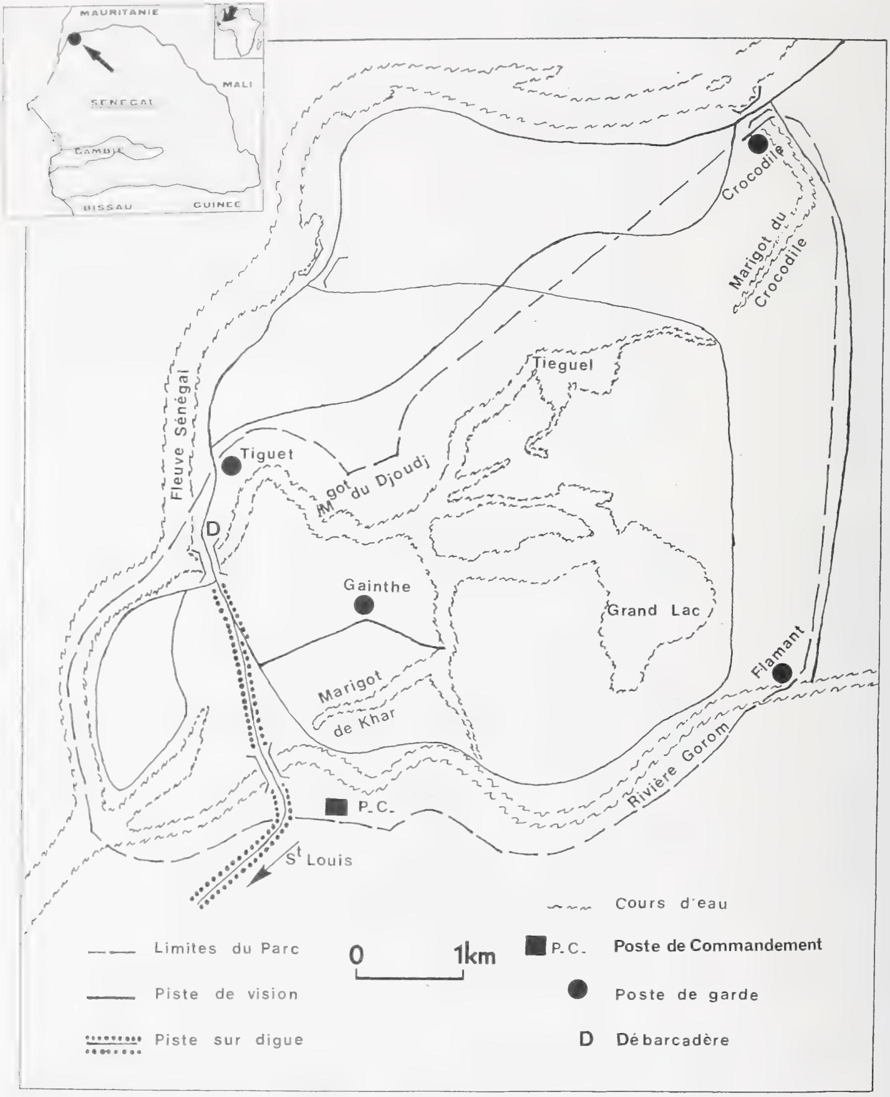

MAURITANIE
MALI
SENEGAL
GAMBIE
BISSAU
GUINEE
Fleuve Sénégal
Tiguet
D
Marigot du Djoudj
Tieguel
Gainthe
Grand Lac
Marigot de Khar
Crocodile
Marigot du Crocodile
Flamant
Rivière Gorom
P.C.
St Louis
Cours d'eau
Limites du Parc
Piste de vision
Piste sur digue
0 1km
P.C. Poste de Commandement
Poste de garde
D Débarcadère

Fig. 1: Carte du Parc National des Oiseaux du Djoudj, avec les sites de collecte des pelotes de chouette effraie.

réalisées en Mauritanie (Poulet 1974), au Mali (Wilson 1987) et au Nigéria (Demeter 1978). Au Sénégal, outre l'étude de Yalden (1994) précédemment citée, Poulet (1982) a décrit en détail le régime alimentaire de la chouette effraie dans la région du Ferlo à partir de l'analyse de 796 pelotes de réjection.

Matériel et méthodes

Présentation du milieu

La position septentrionale du Djoudj l'intègre dans le domaine sahélien et plus précisément dans le secteur sahélo-saharien. Du point de vue du relief, c'est un milieu très plat, parsemé de dépressions qui forment des marigots ou des étangs au moment des crues du fleuve Sénégal. La majeure partie de l'eau qui inonde le Parc provient en effet du fleuve: elle y pénètre par les marigots du Djoudj et du Crocodile ainsi que par la rivière Gorom (Fig. 1). Il faut cependant noter que ce cycle naturel de crue et de décrue, d'assèchement et de salinité, a été modifié par l'installation du barrage de Diama en service depuis 1986. La végétation de la région a été décrite par Michel et al. (1969).

Récolte des échantillons

D'avril 1989 à mars 1990, à l'occasion de différentes missions, nous avons récolté toutes les pelotes trouvées en quatre sites différents: le poste du Crocodile, le Poste de Commandement (P.C.), le poste de Gainthe et le Débarcadère (Fig. 1). Deux autres échantillons sans localisation précise ont été récoltés par des collègues ornithologues (Djoudj 1 et Djoudj 2).

Traitement des données

Les pelotes ont été dilacérées après passage douze heures dans l'eau. Seule la détermination des crânes et mandibules entiers, ainsi que celle des fragments comportant une rangée dentaire a été effectuée sous loupe binoculaire d'après les collections de référence du Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) ainsi qu'à l'aide des schémas publiés par Rosevear (1969). La nomenclature adoptée pour les rongeurs suit Duplantier & Granjon (1992). En plus des pelotes entières, les proies provenant de pelotes décomposées avant le tri ou récoltées dans cet état, ont été rassemblées par site et analysées (cf Tab. 1: Proies en vrac), permettant ainsi le calcul du total des proies obtenues par site de récolte.

Résultats

Les 279 pelotes analysées contenaient 522 proies auxquelles il faut ajouter 80 proies provenant des pelotes décomposées (Tab. 1). La moyenne générale du nombre de proies par pelote est de 1,8 avec un minimum de 1,3 pour l'échantillon Djoudj 2 et un maximum de 2,8 au Débarcadère. Nous n'avons pas tenu compte des restes d'insectes et de batraciens que nous avons trouvés dans de rares pelotes. Les rongeurs sont les proies les plus abondantes dans tous les échantillons (entre 73,7% et 100%). Les musaraignes viennent en deuxième position, étant présentes dans tous les sites mais en faible pourcentage (3,2% à 11,8%). Les oiseaux sont moins abondants (1% à 14,5%) et sont absents d'un site. Parmi eux, les Hirundinidae représentent la moitié des proies (14/28), nous avons aussi noté 4 Estrildidae, 2 Ploceidae, 1 Sylvidae et 6 petits passereaux indéterminés.

Les rongeurs identifiés dans les pelotes appartiennent à au moins 9 espèces différentes (Tab. 2). Le genre *Mastomys* représente presque les 3/4 des rongeurs contenus dans les pelotes (71,5%) et est présent sur l'ensemble des sites considérés. Il est le plus abondant partout sauf dans l'échantillon Djoudj 2. Pour l'instant, *Mastomys erythroleucus* n'a pu être différencié complètement de *Mastomys huberti* sur la morphologie crânienne (Duplantier 1988). *Arvicanthis niloticus* a été trouvé dans tous les sites considérés sauf au Poste de Gainthe en Mars 1990. Il est le plus abon-

Tab. 1: Nombres de pelotes et de proies (totaux et par groupe zoologique) aux différents sites du Parc National des Oiseaux du Djoudj.

SITE	DATE	NOMBRE de PELOTES	NOMBRE de PROIES	RAPPORT Proies/Pelotes	PROIES EN VRAC	TOTAL PROIES	RONGEURS	MUSARAIGNES	OISEAUX
CROCODILE	30/05/89	87	181	2,1	20	201	180 (89,6%)	19 (9,5%)	2 (1%)
POSTE COMMANDEMENT	30/05/89	50	102	2	23	125	120 (96%)	5 (4%)	0
	22/01/90	8	12	1,5	3	15	15 (100%)	0	0
GAINTHE	30/05/89	28	43	1,5	20	63	54 (85,7%)	7 (11,1%)	2 (3,2%)
	01/03/90	9	16	1,8	0	16	16 (100%)	0	0
DEBARCADERE	30/05/89	22	62	2,8	14	76	56 (73,7%)	9 (11,8%)	11 (14,5%)
DJOUDJ 1	05/04/89	41	63	1,5	0	63	53 (84,1%)	2 (3,2%)	8 (12,7%)
DJOUDJ 2	10/05/89	34	43	1,3	0	43	35 (81,4%)	3 (7%)	5 (11,6%)
TOTAL		279	522	1,8	80	602	529 (87,9%)	45 (7,5%)	28 (4,7%)

dant dans l'échantillon Djoudj 2 (61,8%) et occupe le second rang d'abondance après *Mastomys* sp. partout ailleurs, sauf au Débarcadère où *Gerbillus henleyi* est plus abondant. *Taterillus* sp. a été trouvé dans la moitié des collectes, mais en faible pourcentage. Là encore, les deux espèces jumelles, *T. gracilis* et *T. pygargus*, ne sont différenciables que par l'analyse des caryotypes (Petter et al. 1972). *Gerbillus henleyi* est seulement présent en 2 sites. *Desmodilliscus braueri* n'a été trouvé que dans 2 pelotes et à un seul exemplaire chaque fois. Quatre autres espèces n'ont été trouvées que dans un site et en un exemplaire: *Gerbillus* cf *pyramidum* au Poste de Gainthe, *Nannomys* sp. au Poste du Crocodile, *Mus musculus* dans l'échantillon Djoudj 1 et *Jaculus jaculus* au Poste du Crocodile.

Quatre espèces de musaraignes du genre *Crocidura* ont été identifiées (Tab. 3). Plus de la moitié des individus appartiennent à l'espèce *C. nanilla* et un tiers à l'espèce *C. lusitania.* En revanche, les espèces *C. viaria* et *C. fuscomurina* ne sont représentées que par 3 et 1 individus respectivement.

Discussion

Taylor (1994) a montré que le régime alimentaire des effraies de par le monde repose essentiellement sur les micromammifères: dans 79% des 52 études de base qu'il a compilées, ceux-ci représentent plus de 90% des proies. C'est notamment le cas pour les cinq études d'Afrique du Sud répertoriées par cet auteur mais aussi pour celles citées en introduction concernant l'Afrique de l'Ouest (Demeter 1978, Poulet 1974 et 1982, Wilson 1987). Au Djoudj, l'effraie ne fait pas exception à la règle puisqu'elle consomme 95,4% de micromammifères (Tab. 1). Parmi ces micromammifères ce sont les rongeurs qui forment la base de l'alimentation de l'effraie:

ils constituent plus de la moitié des proies dans 90% des cas toujours selon la synthèse de Taylor (1994). En Afrique du Sud, comme en Afrique de l'Ouest cette proportion est encore plus élevée et dépasse toujours 80%. Notre étude conforte ces observations puisqu'au Djoudj les rongeurs représentent près de 88% des proies des effraies.

La prédominance des rongeurs du genre *Mastomys* dans le régime alimentaire de la chouette effraie au Djoudj n'est pas étonnante et a été déjà commentée en détails par Wilson (1987 et références incluses). Toutefois c'est ici de *M. erythroleucus* et/ou de *M. huberti* qu'il s'agit et non de *M. natalensis* comme signalé par Yalden (1994), cette dernière espèce étant absente du nord du Sénégal (Duplantier & Granjon 1988, Duplantier et al. 1997). De plus, le supposé commensalisme de ces *Mastomys*, évoqué par Yalden (1994), n'est probablement pas la cause principale de leur prédation par la chouette. En effet quelle que soit l'espèce impliquée (*M. erythroleucus* ou *M. huberti)*, elle peut dans cette région constituer des populations extérieures, dans des habitats ayant subi ou non l'impact de l'homme. Ainsi *Mastomys* sp. reste l'espèce-proie princi-

Tab. 2: Fréquences absolues et relatives des différentes espèces de rongeurs aux différents sites du Parc National des Oiseaux du Djoudj.

SITE	Indéterminés	*Mastomys* sp.	*Arvicanthis niloticus*	*Nannomys* sp.	*Mus musculus*	*Taterillus* sp.	*Desmodilliscus braueri*	*Gerbillus henleyi*	*Gerbillus pyramidum*	*Jaculus jaculus*	TOTAL
CROCODILE	4 (2,2%)	134 (76,1%)	36 (20,5%)	2 (1,1%)	0	2 (1,1%)	1 (0,6%)	0	0	1 (0,6%)	180
P.C.	9 (6,7%)	115 (85,0%)	7 (5,2%)	0	0	0	1 (0,7%)	3 (2,2%)	0	0	135
GAINTHE	0	49 (70,0)	19 (27,1%)	0	0	1 (1,4%)	0	0	1 (1,4%)	0	70
DEBARCADERE	2 (3,6%)	39 (72,2%)	2 (3,7%)	0	0	0	0	13 (24,1%)	0	0	56
DJOUDJ 1	0	29 (54,7%)	21 (39,6%)	0	1 (1,9%)	2 (3,8%)	0	0	0	0	53
DJOUDJ 2	1 (2,9%)	12 (35,3%)	21 (61,8%)	0	0	1 (2,9%)	0	0	0	0	35
TOTAL	16 (3,0%)	378 (71,5%)	106 (20,0%)	2 (0,4%)	1 (0,2%)	6 (1,1%)	2 (0,4%)	16 (3,0%)	1 (0,2%)	1 (0,2%)	529 (100,0%)

Tab. 3: Fréquences des différentes espèces de musaraignes aux différents sites du Parc National des Oiseaux du Djoudj.

SITE	Indéterminés	*Crocidura nanilla*	*Crocidura lusitania*	*Crocidura viaria*	*Crocidura fuscomurina*	TOTAL
CROCODILE	0	16	2	0	1	19
P.C.	2	2	1	0	0	5
GAINTHE	0	1	5	1	0	7
DEBARCADERE	0	5	4	0	0	9
DJOUDJ 1	0	0	1	1	0	2
DJOUDJ 2	0	0	2	1	0	3
TOTAL	2 (4,4%)	24 (53,3%)	15 (33,3%)	3 (6,7%)	1 (2,2%)	45 (100,0%)

pale au site du Débarcadère (72,6% des proies), au niveau duquel ne se trouve aucune installation humaine permanente. Par contre au P.C. il est intéressant de noter que la proportion de *Mastomys* est très similaire à celle trouvée par Yalden (1994) au même endroit (91 et 93,3% vs 93,7%). Cette proportion est la plus élevée de tous les sites échantillonnés, ce qui peut ici effectivement être lié à l'importance de la présence humaine (hôtel, logements des employés et des gardes). *Arvicanthis niloticus* est trouvé à des fréquences variables suivant les sites et se retrouve au deuxième rang des proies de l'effraie, comme au Mali (Wilson 1987). Cette moindre abondance de *A. niloticus* par rapport à *Mastomys* sp. dans les pelotes de réjection peut être due au rythme de vie largement diurne de *A. niloticus* (Duplantier & Granjon 1990) alors que la chouette chasse de nuit. A l'inverse nous avons pu observer en bordure sud du Parc un nid d'Elanion blanc (*Elanus caeruleus*), rapace diurne, qui ne contenait que des restes d'*A. niloticus*. Les piégeages effectués dans la localité proche de Savoigne (Poulet 1982) ont montré qu'*A. niloticus* pouvait être aussi et même parfois plus abondant que *Mastomys*. Dans les pelotes, *A. niloticus* est particulièrement abondant à Gainthe (35,2%) et dans une moindre mesure au poste du Crocodile (20,5%). Ceci illustre bien le caractère ubiquiste de cette espèce qui peut aussi bien être abondante dans les zones naturelles, comme c'est le cas autour de Gainthe, que dans les rizières qui entourent le poste du Crocodile. Les pourcentages plus élevés d'*A. niloticus* notés dans les lots Djoudj 1 et Djoudj 2 ne peuvent pas être expliqués en raison de l'absence de localisation exacte de ces lots.

Les autres espèces de rongeurs apparaissent avec des effectifs et des fréquences généralement faibles, hormis *Gerbillus henleyi* au Débarcadère, site au niveau duquel se trouvent des zones ouvertes favorables à l'espèce. Du fait de son abondance dans ce site, *G. henleyi* apparaît globalement plus abondante que *Taterillus* sp. (3,1% contre 1,2%), bien qu'étant plus localisée. C'est cette même espèce qui est listée sous le nom de *G. nanus* par Yalden (1994), les deux espèces étant très semblables morphologiquement. Les *Taterillus* ne représentent au Djoudj qu'une fraction très faible du régime alimentaire de l'effraie, alors qu'ils représentent 42% des proies à Fété-Olé, localité située à environ 150 km à l'est, dans la région du Ferlo (Poulet 1982). Dans ce dernier site, la proie principale était en fait une musaraigne (*Crocidura lusitania*) qui constituait 49% des proies de l'effraie, mais ceci uniquement grâce à une abondance exceptionelle lors d'une seule des années de récolte des pelotes.

Au Djoudj, nous avons trouvé 4 espèces différentes de musaraignes dans les pelotes, la plus petite *C. nanilla* étant la plus abondante. Les musaraignes sont présentes dans tous les sites échantillonnés, ce qui s'explique aisement par la présence de zones humides près de tous ces sites. Nos connaissances sur l'écologie des différentes espèces sont à l'heure actuelle très insuffisantes pour expliquer les abondances et répartitions observées.

En conclusion, le régime de l'effraie au Djoudj reflète bien la diversité des habitats du Delta du fleuve Sénégal et par voie de conséquence celle du peuplement de micromammifères. On retrouve ainsi côte à côte des espèces caractéristiques des milieux humides (*Mastomys huberti* et les différentes espèces de musaraignes), des espèces ubiquistes (*Mastomys erythroleucus* et *Arvicanthis niloticus)*, des espèces inféodées aux zones arides (*Taterillus*, *Gerbillus* spp. et *Jaculus jaculus*), et même une espèce commensale introduite, qui a envahi tous les villages du delta, la souris domestique (*Mus musculus*). La liste obtenue apparaît ainsi très complète, puisque toutes les espèces qu'on pouvait supposer présentes d'après Duplantier et al. (1997) ont été retrouvées à l'échelle du Parc du Djoudj. Ce résultat souligne à nouveau l'intérêt de ce Parc dans la préservation de la diversité régionale.

Remerciements

Nous tenons à remercier le conservateur et les agents du Parc National des Oiseaux du Djoudj pour les facilités qu'ils nous ont accordées lors de nos différentes missions. Deux lots de pelotes nous ont été confiés par F. Baillon, G. Jarry et J.L. Lucchesi que nous remercions vivement. La détermination des oiseaux a été effectuée par Patrick Bayle auquel nous sommes également reconnaissants pour ses commentaires sur une première version du manuscrit. Nos travaux ont été financés par les départements Santé et MAA de l'ORSTOM.

Résumé

Nous avons analysé des pelotes de réjection de la chouette effraie (*Tyto alba*), récoltées en divers sites et à différentes époques dans le Parc National des Oiseaux du Djoudj (Sénégal). Les rongeurs représentent près de 88% des proies, les musaraignes 7,5% et les oiseaux moins de 5%. Au moins neuf espèces de rongeurs appartenant à trois sous-familles différentes (Murinae, Gerbillinae et Dipodinae) et quatre espèces de musaraignes appartenant toutes au genre *Crocidura*, ont pu être identifiées. Parmi les rongeurs on note la prédominance des *Mastomys* spp. (71,5%), suivis de *Arvicanthis niloticus* (20%), les autres espèces ne comptant que pour 0,2 à 3% du régime alimentaire de l'effraie. Les deux espèces de *Mastomys*, *M. erythroleucus* et *M. huberti*, présentes dans la zone ne sont pas différenciables par la morphologie crânienne. *A. niloticus* est probablement sous-représenté par rapport à son abondance réelle en raison de son rythme d'activité plutôt diurne. Un peu plus de la moitié des musaraignes trouvées dans les pelotes appartiennent à l'espèce *Crocidura nanilla* et un tiers à l'espèce *Crocidura lusitania*. La diversité des proies reflète bien la composition du peuplement micromammalien et est révélateur de la mosaïque d'habitats que constitue le delta du Sénégal.

Références

Demeter, E. (1978) : Food of a Barn owl *Tyto alba* in Nigeria. – Bull. Nigerian Ornithol. Soc. 14 (45): 9–13.

Duplantier, J. M. (1988) : Biologie évolutive de populations du genre *Mastomys* au Sénégal. – Thèse d'Etat, Université Montpellier II, 215 p.

Duplantier, J. M. & L. Granjon (1988): Occupation et utilisation de l'espace par des populations du genre *Mastomys* au Sénégal: étude à trois niveaux de perception. – Sci. Tech. Anim. Lab. 13: 129–133.
Duplantier, J. M. & L. Granjon (1990): Rythmes d'activité chez six espèces de Muridés du Sénégal appartenant aux genres *Mastomys, Arvicanthis, Myomys* et *Dasymys*. – Mammalia 54: 173–182.
Duplantier, J. M. & L. Granjon (1992): Liste révisée des rongeurs du Sénégal. – Mammalia 56: 425–431.
Duplantier, J. M., L. Granjon & K. Ba (1991): Découverte de trois espèces de rongeurs nouvelles pour le Sénégal: un indicateur supplémentaire de la désertification dans le nord du pays. – Mammalia 55: 313–315.
Duplantier, J. M., L. Granjon & K. Ba (1997): Répartition biogéographique des petits rongeurs au Sénégal. – Afr. J. Zool. 111: 17–26.
Dupuy, A. R. (1971): Les Oiseaux et les Mammifères de la cuvette du Djoudj (Delta du fleuve Sénégal). – Bulletin de l'IFAN, 33 (1): 237–248.
Dupuy, A. R. & J. Larivière (1978): Sénégal: ses parcs, ses animaux. – Editions Nathan, Paris.
Fry, C. H., S. Keith & E. K. Urban (1988): The Birds of Africa: volume III. – Academic Press, New-York, 611 p.
Libois, R. M. (1984): Le régime alimentaire de la chouette effraie. – Cahiers d'Ethologie Appliquée 4 (2): 1–202.
Michel, P., A. Naegele & C. Toupet (1969): Contribution à l'étude écologique du Sénégal septentrional: le milieu naturel. – Bulletin de l'IFAN 31(3): 756–839.
Petter, F., A. R. Poulet, B. Hubert & F. Adam (1972): Contribution à l'étude des *Taterillus* du Sénégal: *T. pygargus* (Cuvier, 1832) et *T. gracilis* (Thomas, 1892) (Rongeurs, Gerbillidés). – Mammalia 36: 210–213.
Poulet, A. R. (1974): Rongeurs et insectivores dans des pelotes d'effraie en Mauritanie. – Mammalia 38: 145–146.
Poulet, A. R. (1982): Pullulation de rongeurs dans le Sahel: mécanismes et déterminisme du cycle d'abondance de *Taterillus pygargus* et d'*Arvicanthis niloticus* (Rongeurs, Gerbillidés et Muridés) dans le Sahel du Sénégal de 1975 à 1977. – Editions ORSTOM, Paris, 367 pp.
Rosevear, D. R. (1969): The Rodents of West Africa. – Trustees of the British Museum (Natural History), London, 697 p.
Taylor, I. (1994): Barn Owls. Predator-prey relationship and conservation. – Cambridge University Press, Cambridge, 304 p.
Wilson, R. T. (1987): Le régime alimentaire de la chouette effraie *Tyto alba* au Mali central. – L'Oiseau et la RFO, 57 (3): 194–200.
Yalden, D. W. (1994): A note on the diet of the Barn Owl *Tyto alba* at Djoudj, Senegal. – Malimbus 16: 53–55.
Yom-Tov, Y. & D. Wool (1997): Do the contents of barn owl pellets accurately represent the proportion of prey species in the field? – Condor 99: 972–976.

Khalilou Ba & Dr. Jean-Marc Duplantier, Programme "Eau et Santé", ORSTOM, BP 1386, Dakar, Sénégal (Present address: Programme RAMSE, IRD (ex-ORSTOM), BP 434, Antanananarivo, Madagascar); Dr. Laurent Granjon, Laboratoire de Zoologie, Mammifères et Oiseaux, Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue Buffon, 75005 Paris, France (Present address: IRD (ex-ORSTOM), BP. 84, Bamako, Mali); Dr. Rainer Hutterer, Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Allemagne.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 39–70	Bonn, Dezember 2000

Die Arten der Familie Passeridae (Gattungen *Montifringilla, Petronia, Passer*) und ihre phylogenetischen Beziehungen

Burkhard Stephan

Abstract. Unsolved problems in the taxonomic evaluation of Mediterranean sparrows of the genus *Passer* require objective criteria. These include, for instance, head design patterns, feather patterns and the comparison of males and females of all species of the family Passeridae. There appear to be many contrary changes of pattern with parallelism within the taxa. The analysis allows conclusions on the phylogenetic relationship between groups and species. Ecology, ethology and zoogeography are also considered.

Key words. Passeridae, *Montifringilla, Petronia, Passer,* phylogenetic relationship, morphology, plumage, feathers, oecology, ethology, zoogeography.

Einleitung

Die Sperlinge (Familie Passeridae) sind eine Gruppe kleiner Sperlingsvögel (Passeriformes) mit drei Teilgruppen jeweils eng miteinander verwandter Arten: den Schneefinken (Gattung *Montifringilla*), Steinsperlingen (Gattung *Petronia*) und Sperlingen (Gattung *Passer*). Die Arten der Gattung *Passer* lassen eine Dreiergruppierung erkennen: die Graukopf-, Braunkopf- und Grauscheitelsperlinge. Die Goldsperlinge können den Braunkopfsperlingen zugeordnet werden.

Anlaß für vorliegende Studie war die noch immer unterschiedliche taxonomische Bewertung des Italiensperlings entweder als Art (*Passer italiae*) oder Unterart des Haus- (*P. domesticus italiae*) oder Weidensperlings (*P. hispaniolensis italiae*). Diese Situation (s. Stephan 1986, 1999) verlangt nach Versuchen einer objektiven Klärung der Sachverhalte.

Hierfür können die Varianten zweier Muster herangezogen werden, 1. das Muster des Kopfgefieders (Kopfzeichnung) und 2. das äußerlich größtenteils verborgene Muster der Federn des Kleingefieders. Beide Muster unterliegen jeweils anderen Regeln des evolutiven Wandels als z.B. die Gefiederfärbung, die Körpergröße oder die Ökologie der Vögel.

Biochemische, karyologische und genetische Untersuchungen liegen noch nicht oder nicht im erforderlichen Umfang vor (Gebauer et al. 1999). Sie könnten morphologische Untersuchungen auch nicht ersetzen, sie sind kein Notbehelf. Das gilt allgemein und ergibt sich allein schon daraus, daß die Bildung von Formen, Strukturen und Mustern nicht von Genen allein determiniert wird (s. Kummer 1996). Um schließlich zu fundierten Erkenntnissen zu gelangen, ist der Einsatz verschiedener Methoden und die wechselseitige Prüfung der Ergebnisse erforderlich.

Die Lösung der Probleme um den Italiensperling gelingt nicht, wenn mit diesem nur *P. domesticus* und *P. hispaniolensis* verglichen werden, und auch nicht mit Methoden, denen das Postulat zugrunde liegt, *italiae* sei aus der Hybridisation von *domesticus* und *hispaniolensis* hervorgegangen, auch wenn der Vergleich der ausgewählten Merkmale durch eine Werteskala, eine Art Mathematisierung, scheinbar objektiviert ist.

Notwendig ist auch hier der Außengruppenvergleich. Deshalb sind alle Arten der Familie Passeridae in die Untersuchung einbezogen, zusätzlich zum ersten Versuch (Stephan 1986) auch die Schneefinken, Stein-, Graukopf- und Goldsperlinge sowie die Weibchen.

Das Ergebnis der Analyse läßt eine Bewertung der phylogenetischen Beziehungen der Artengruppen und Arten zu, wobei eine Vielzahl von Parallelentwicklungen zu berücksichtigen ist. Die jeweilige Lesrichtung wird begründet und kann jederzeit überprüft - und falls erforderlich - korrigiert werden. Die Anordnung und z.T. Zuordnung der Arten ändert sich, da die bisherigen Listen die phylogenetischen Beziehungen der Arten nicht berücksichtigen.

Die Studie besteht aus drei Abschnitten: 1. Das Kopfmuster, 2. Das Muster der Federn des Kleingefieders, 3. Diskussion der Ergebnisse im Vergleich der bisherigen Standpunkte, wobei ich mich dabei hinsichtlich der Gattung *Passer* im wesentlichen auf die Monographie von Summers-Smith (1988) stützen und hinsichtlich der Forschungsgeschichte des Problems Italiensperling auf eine frühere Publikation (Stephan 1986) verweisen kann.

Material und Methode

Für die Studie stand mir die Balgsammlung der Ornithologischen Abteilung des Instituts für Systematische Zoologie des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität zu Berlin (des ehemaligen Zoologischen Museums Berlin) zur Verfügung. Um individuelle Unterschiede berücksichtigen zu können, untersuchte ich, soweit vorhanden, jeweils 5 Männchen und 5 Weibchen (im einzelnen ist die Anzahl im Abschnitt Muster der Federn des Kleingefieders angegeben), insgesamt 282 Bälge, 151 Männchen, 124 Weibchen und 7 Ex. ohne Angabe des Geschlechts.

Die Suche nach objektiven Kriterien für den Versuch, die phylogenetischen Beziehungen der Gattungen und Arten zu ergründen, führte zum Muster des Kopfes der Sperlinge sowie dem Muster der Federn ihres Rumpf- und Kopfgefieders. Äußerlich sichtbare Muster werden zusammen mit der Gefiederfärbung schon immer für die Unterscheidung von Arten benutzt, nicht jedoch verdeckte Muster, die unabhängig sind von der Signalwirkung und anderen Bedeutungen äußerer Federpartien.

Jeder Methode liegt eine bestimmte Theorie zugrunde, und bei jeder Methode sind bestimmte Annahmen unumgänglich. Um die Wertung der Merkmale in ancestrale / plesiomorphe und abgeleitete / apomorphe vornehmen und die Lesrichtungen begründen zu können, muß aus den Vergleichen ein Modell der ancestralen Form erschlossen werden. Bei allen rezenten Arten kommen in unterschiedlichem Ausmaß ancestrale und abgeleitete Muster vor. Das Beibehalten von ancestralen Mustern, deren stufenweise bis völlige Reduktion wie auch das Ausbilden neuer Muster während der Evolution zu den rezenten Arten wird auch hierdurch bestätigt.

Für die unerläßliche Rekonstruktion der ancestralen Muster sind folgende Schritte erforderlich:

1. Ordnen der vorgefundenen Varianten der Muster,
2. Gruppieren der Muster, d.h. Bilden von Kategorien,
3. Reihung von Varianten.
4. Die so erhaltenen morphologischen Reihen – in diesem Falle von Mustern – können als Modelle des evolutiven Wandels gelten und damit als Grundlage für die Rekonstruktion der Prozesse und die Begründung der Lesrichtungen dienen.
5. Die Reihen sind die Grundlage des Prüfens, welche Wege der Entwicklung in den einzelnen Artengruppen eingeschlagen wurden, d.h. welche der möglichen Varianten realisiert sind und wie das Fehlen anderer Varianten zu bewerten ist.

Vorgefunden werden:
1. nur ancestrale Muster,
2. Kombinationen weniger bis vieler Varianten (beispielsweise unterscheiden sich die Federmuster in den einzelnen Partien des Kleingefieders),
3. Übergänge,
4. Parallelentwicklungen, die sich gegenseitig ausschließen, z.B. hinsichtlich Reduktion oder Verstärkung bestimmter Muster.

Vor allem die Parellelismen belegen, daß die Rekonstruktion der evolutiven Vorgänge notwendig ist. Bleibt dies unberücksichtigt, ist der Vergleich lediglich ein numerischer – ohne Wertung der Merkmale in plesiomorphe und apomorphe und damit ohne das Verständnis des Wandels während der Stammesgeschichte der Arten. Bei Anwendung der Methode der konsequent phylogenetischen Methode nach W. Hennig kommt man trotz Unterscheidung apomorpher und plesiomorpher Merkmale je nach Ansatz bzw. Auswahl der Merkmale lediglich zu einer mehr oder weniger großen Anzahl von Kladogrammen. Auf deren Grundlage ist jedoch nicht zu erkennen, wie die Evolution tatsächlich verlief, wo Parallelentwicklungen vorliegen und wo nicht.

Ergebnisse

Das Kopfmuster

Das ancestrale Kopfmuster der Passeridae war demjenigen vieler *Serinus*- und einiger *Carduelis*-Arten der Fringillidae ähnlich – um nur einige Beispiele des Außengruppenvergleichs zu nennen. Es ist bei den Weibchen der meisten Arten und bei jungen Männchen noch erhalten, während es bei ad. Männchen und bei einigen Arten auch bei ad. Weibchen abgeändert ist.

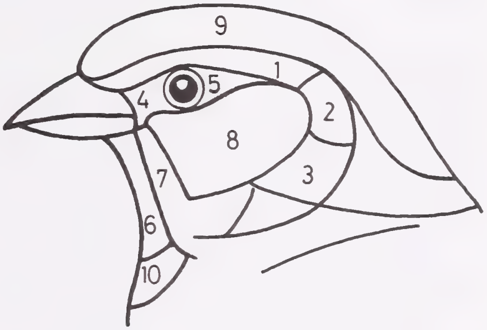


Abb. 1: Schema des Kopfmusters der Sperlinge, Passeridae. 1 Überaugenstreif, Superciliarstreif, 2 Verlängerung des Überaugenstreifs, 3 starke Verlängerung und z.T. Verbreiterung des Überaugenstreifs, 4 Zügel, 5 Augenstreif, 6 Kehlstreif, 7 Bartstreif, 8 Wange, 9 Scheitel, Oberkopf, 10 Brustlatz.

Folgende Gefiederpartien sind unterscheidbar: Überaugenstreif (Superciliarstreif), Zügel, Augenstreif, Wange, Bartstreif, Kehle, Scheitel (Oberkopf) und Hinterkopf, einbezogen wurden auch die Schnabelfärbung und der Brustlatz (Abb. 1). Färbung, Ausdehnung und / oder Ausprägung folgender Merkmale sind ancestral geblieben (1) oder abgewandelt (2).
- Sexualdimorphismus: Männchen und Weibchen 1. verschieden, 2. gleich gefärbt.
- Gelb im Gefieder: 1. vorhanden, 2a. verstärkt nach Intensität und Ausdehnung oder 2b. abgeschwächt und / oder auf kleine Gefiederpartien reduziert bzw. völlig fehlend.
- Überaugenstreif: 1. Ausdehnung wie Abb. 1: 1, gelblichbraun, heller als Wange, 2a. verlängert oder verlängert und an den Halsseiten evtl. bis auf den Nacken verbreitert (Abb. 1: 2 und 3) oder 2b. bis auf einen schmalen Streifen oder völlig reduziert.
- Zügel: 1. bei Männchen schwarz, bei Weibchen grau, 2. farblich nicht abgehoben.
- Augenstreif: 1. kurz, bei Männchen schwarz, bei Weibchen grau, 2. hinter dem Auge verlängert.

– Wange: 1. gelblich-grau, Färbung wie Oberkopf, dunkler als Augenstreif, 2. gelb, weißlich, weiß, dunkel, zweifarbig.
– Bartstreif: 1. vorhanden, Färbung wie Überaugenstreif, 2a. farblich stärker unterstrichen oder 2b. in Ausdehnung und Intensität der Färbung reduziert bis völlig fehlend.
– Kehlstreif: 1. bei Männchen schwarz, bei Weibchen grau, 2a. weiß bzw. wie Wange gefärbt oder 2b. fehlend.
– Oberkopf (Scheitel): 1. bei Männchen bräunlich-grau, bei Weibchen gelblich-braun, 2. grau bis blaugrau und schwarz oder gelb, hell sandfarben, hellbraun bis kastanienbraun, rötlich.
– Hinterkopf: 1. Färbung wie Oberkopf, 2. durch Ausdehnung des verbreiterten Überaugenstreifs anders als der Scheitel gefärbt.
– Schnabel: 1. bei Männchen schwarz, bei Weibchen hell, 2. bei Männchen hell, bei Weibchen dunkel.

Überaugenstreif (Superciliarstreif, Abb. 1: 1 bis 3)

Gattung *Montifringilla*
Bei den Arten der Gattung *Montifringilla* ist der Überaugenstreif bei Männchen und Weibchen meistens abgeschwächt und nur kurz. Bei *M. ruficollis* ist er durch die kräftige hellbraune Färbung des Ober- und Hinterrandes der Wange stark betont (was eine Parallele zu *Passer iagoensis* vortäuscht, bei dem der verlängerte Überaugenstreif diese Färbung hat). Reduziert ist der Superciliarstreif (S.) bei den Weibchen dreier Arten und dem Weibchen (W) und dem Männchen (M) einer Art:
– S. vorhanden (Abb. 1:1): *M. davidiana* M, *M. blanfordi* M u. W.
– S. verlängert, aber nicht verbreitert (Abb. 1:1 – 3): *M. taczanowskii* M u. W.
– S. schwach (Abb. 1:1), aber zusammen mit dem Augenstreif (Abb. 1:5) verlängert (parallel zu *P. iagoensis*): *M. ruficollis* M u. W.
– S. ganz schwach (Abb. 1:1): *M. adamsi, M. nivalis* jeweils M.
– S. reduziert: *M. theresae* M u. W., *M. davidiana, M. adamsi, M. nivalis* jeweils W.

Gattung *Petronia*
Nur bei den ad. Weibchen und den juv. Männchen von *P. dentata* ist der Überaugenstreif nicht verlängert, bei den ad. Männchen dagegen sehr. Während hier Zügel und Augenstreif fehlen, ist letzterer bei den juv. *P. xanthocollis* verlängert. Bei den Adulten dieser Art ist das gesamte Muster stark reduziert und der farbliche Kontrast abgeschwächt. Bei der Gattung *Petronia* werden die Unterschiede zwischen den Arten durch die Gesamtwirkung von Überaugenstreif und Augenstreif verstärkt.
– S. (Abb. 1:1): *P. dentata* W u. juv. M.
– S. (Abb. 1:1 + 2): *P. petronia, P. superciliaris* M u. W, in beiden Fällen eingerahmt von dunklen Streifen - der verlängerten Partie des Augenstreifes (Abb. 1: 5) und vom Rande des Oberkopfes.
– S. (Abb. 1:1 + 3, aber nicht verbreitert): *P. dentata* M, ohne 4 u. 5 (Abb. 1), juv. *P. xanthocollis* 4 + 5 (verlängert).
– S. stark reduziert: *P. xanthocollis*, M u. W., 4 + 5 schwach, *P. brachydactyla* M u. W., ohne 4 + 5.
– S. fast völlig reduziert: *P. pyrgita*, M u. W. (ohne 4 + 5).

Gattung *Passer*
Ancestral erstreckt sich der Überaugenstreif vom Schnabelansatz mehr oder weniger gerade nach hinten und ist hinter dem Auge etwa doppelt so lang wie zwischen Schnabel und Auge. Fünf Kategorien lassen sich unterscheiden:
1. Beibehalten der ancestralen Ausprägung (Abb. 1:1)
2. Verbreiterung und Verlängerung oberhalb der Wange (Abb. 1:2)
3. Starke Verlängerung und oftmals Verbreiterung hinter der Wange (Abb. 1:3)
4. Vorhandensein eines Restes
5. Völlige Reduktion.

Diese Kategorien (K.) spiegeln sich in der Gruppierung der Arten deutlich wider.
– K. 1 ist nur bei Weibchen erhalten: von 3 Braunkopfsperlingen – *P. ammodendri stoliczkae, P. luteus, P. euchloris* – und bei M und W eines Graukkopfsperlings – *P. moabiticus*.

– K. 2 ist bis auf eine Ausnahme (s. K. 1) ebenfalls nur bei Weibchen vertreten: der Braunkopfsperlinge *P. eminibey, P. rutilans, P. castanopterus, P. italiae, P. hispaniolensis* und der Grauscheitelsperlinge *P. iagoensis, P. melanurus, P. flaveolus, P. domesticus, P. indicus.*
– K. 3 kommt nur bei Grauscheitelsperlingen vor: Männchen von *P. iagoensis, P. melanurus, P. pyrrhonotus, P. ammodendri, P. flaveolus, P. domesticus, P indicus,* Männchen und Weibchen *P. motitensis.*
– K. 4 kommt nur bei Männchen von Braunkopfsperlingen vor: *P. rutilans, P. italiae, P. hispaniolensis.*
– K. 5 kommt bei Männchen von Braunkopfsperlingen vor - *P. castanopterus, P. eminibey, P. luteus, P. euchlorus* - sowie Männchen und Weibchen von *P. simplex* und *P. montanus.*

Zügel und Augenstreif (Abb. 1: 4 und 5)

Gattung *Montifringilla*
– Zügel schwarz, Augenstreif schmal: Männchen und Weibchen von *M. taczanowskii.*
– Zügel und Augenstreif schwarz (Männchen) bzw. dunkelgrau (Weibchen): *M. ruficollis.*
– Zügel leicht hervorgehoben, nicht aber der Augenstreif: Weibchen von *M. theresae, M. blanfordi.*
– Zügel schwarz, Augenstreif ganz kurz: Männchen *M. davidiana* oder fehlend: Männchen *M. theresae, M. blanfordi.*
– Zügel und Augenstreif nicht hervorgehoben: Männchen und Weibchen *M. nivalis, M. adamsi,* Weibchen *M. davidiana.*

Gattung *Petronia*
– Zügel und Augenstreif stark ausgeprägt bei Männchen und Weibchen von *P. superciliaris.*
– Zügel farblich nicht hervorgehoben, Augenstreif stark ausgeprägt bei Männchen und Weibchen von *P. petronia.*
– Zügel und Augenstreif angedeutet bei Männchen, Weibchen und juv. von *P. xanthocollis.*
– Zügel und Augenstreif treten farblich nicht hervor: Männchen und Weibchen von *P. brachydactyla, P. dentata* (schwach bei juv.) und *P. pyrgita.*

Gattung *Passer*
Bei den Graukopfsperlingen sind Zügel und Augenstreif nicht mehr ausgebildet bzw. nur noch angedeutet (etwas dunkler als das Kopfgefieder). Bei *P. luteus* und *P. euchlorus* ist der Zügel nur bei den Weibchen schwach erkennbar. Bei den anderen Arten ist der Zügel bei ad. Männchen schwarz und bei den Weibchen farblich nicht abgesetzt – außer bei *P. montanus.*

Der Augenstreif ist bei den Männchen meist kurz, nur bei *P. ammodendri* und *P. iagoensis* ist er als dünner Strich verlängert, bei *P. motitensis* bei den Subspecies entweder kurz oder als Strich verlängert bis stark verlängert, bei *P. melanurus* infolge der schwarzen Wangen nicht erkennbar. Bei den Weibchen ist er so lang wie der Überaugenstreif, oft nur schwach bräunlich grau, bei *P. pyrrhonotus* deutlicher, bei *P. rutilans* breit und dunkel, bei *P. montanus* kurz, bei *P. motitensis* z.T. bis hinter die Wangen verlängert.

Kehlstreif und Brustlatz (Abb. 1:6 und 10)

Gattung *Montifringilla*
Ein Brustlatz fehlt oder ist nur angedeutet. Bei den Männchen ist der Kehlstreif schwarz (*M. taczanowskii, M. ruficollis*) oder grau, bei den Weibchen ist er grau oder wie der Kopf gelbbräunlich-grau und nur bei *M. theresae* so deutlich wie beim Männchen.

Gattung *Petronia*
Männchen und Weibchen haben eine weiße Kehle mit einem gelben Fleck (außer *P. brachydactyla*). Ein Brustlatz fehlt.

Gattung *Passer*
Die Graukopfsperlinge haben keinen Brustlatz, der Kehlstreif ist so grau wie der Kopf (*P. gongoensis, P. swainsonii*) oder weiß (*P. suahelicus, P. griseus, P. diffusus*).

Bei *P. luteus, P. euchlorus* und *P. eminibey* ist er schwach erkennbar, da grauer als der Bartstreif, nur bei den Weibchen von *P. eminibey* ist er deutlich rostrot abgesetzt.

Man kann davon ausgehen, daß bei beiden Gruppen im Adultkleid der Kehlstreif sekundär farblich nicht mehr hervorgehoben wird.

Bei den Arten der Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge ist der Kehlstreif bei den Männchen schwarz, bei den Weibchen weißlich bis weiß. Der Brustlatz ist apomorph. Noch kurz ist dieser bei *P. simplex* und *P. castanopterus*, länger bei den anderen Arten.

Bei *P. domesticus, P. indicus, P. italiae* und *P. hispaniolensis* weisen seine Form und sein Hinterrand eine große individuelle Vielfalt auf (Stephan 1984, 1986).

Bartstreif und Wange (Abb. 1: 7 und 8)

Gattung *Montifringilla*
Der Bartstreif ist bei Männchen und Weibchen am Schnabel angedeutet – *M. nivalis* Männchen und Weibchen weiß, *M. adamsi* Männchen weiß, Weibchen gelblich.

Bei *M. davidiana, M. ruficollis, M. blanfordi* und *M. taczanowskii* ist er bei den Weibchen weiß bis weißlich angedeutet, bei *M. theresae* fehlt er, bei den Männchen – auch von *M. theresae* – ist er weiß und kontrastbildend zur Kehl- und Wangenfärbung.

Die Wange ist farblich nicht abgehoben oder teilweise aufgehellt bis weiß (*M. blanfordi, M. ruficollis*).

Insgesamt ist das Kopfmuster der Schneefinken stark abgewandelt. Bei den Männchen kontrastiert es mit dem hellen Schnabel mit schwarzer Spitze (*M. davidiana, M. taczanowskii*) oder dem schwarzen Schnabel (mit heller Basis des Unterschnabels, *M. nivalis, M. adamsi*). Ancestral ist der Schnabel der Männchen schwarz.

Gattung *Petronia*
Ein Bartstreif ist nur bei *P. petronia* und *P. brachydactyla* (Männchen und Weibchen) ausgeprägt. Die Wange ist bei keiner Art farblich abgehoben. Der Schnabel ist nur noch bei den Männchen von *P. dentata* und *P. xanthocollis* schwarz.

Gattung *Passer*
Bei den Graukopfsperlingen sind Wange und Bartstreif farblich nicht abgesetzt. Bei den anderen Vertretern der Gattung bilden Wange und Bartstreif beim Farbwandel eine Einheit, wobei der Bartstreifbereich am hellsten ist: bei den Männchen zu gelb, weiß, weiß mit schwarzem Fleck, schwarz, bei den Weibchen zu grau, dunkelgrau, weiß mit schwarzem Fleck, creme, gelblich.

Gelbfärbung des Gefieders oder von Gefiederpartien

Gelb ist bei wenigen Arten erhalten: bei den Grauscheitelsperlingen *P. flaveolus, P. moabiticus* (Bartstreif), bei den Braunkopfsperlingen *P. castanopterus, P. rutilans, P. luteus, P. euchlorus, P. simplex* (cremefarben). Bei den meisten Arten ist Gelb völlig reduziert, so daß die Gefiederpartien nun grau oder weiß sind, bei den Männchen von *P. eminibey* grau und rostrot.

Oberkopf (Scheitel) und Hinterkopf (Abb. 1:9)

Gattungen *Montifringilla* und *Petronia* – Farbton wie Mantel

Gattung *Passer*
– Graukopfsperlinge – Farbton wie Mantel
– Grauscheitelsperlinge – Bei Männchen grau (bei *P. ammodendri* und *P. melanurus* schwarz) und im starken Kontrast zur Färbung des verlängerten (und verbreiterten) Überaugenstreifs, bei einigen Arten auch zur Färbung des Mantels.
– Braunkopfsperlinge – Bei den Männchen nicht mehr grau, Oberkopf wie Hinterkopf, oft mit Oberrückenfärbung kontrastierend.

Die farblichen Kontraste der Männchen der Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge sind apomorph.

Parallelismus

– Wegfallen des Sexualdimorphismus: 1. Grauscheitelsperlinge (offenbar schon vor Aufspaltung in die rezenten Arten), 2. *Passer montanus*.

– Gelb im Gefieder
--- Verstärkung bei den Braunkopfsperlingen *P. castanopterus, P. rutilans cinnamomeus, P. luteus, P. euchlorus* und dem Grauscheitelsperling *P. flaveolus.*
--- Reduktion der Gelbfärbung - bis auf den Kehlfleck bei der Gattung *Petronia*, bis zum völligen Fehlen bei vielen Arten der Gattung *Passer*. Ob bei diesen und der Gattung *Montifringilla* die Farbtöne Hellbraun, Gelblichbraun und Rötlich nur durch Melanine zustande kommen, bleibt zu prüfen (einschließlich der Färbung der Säume der Federn des Ruhekleides).

– Verlängerung des Überaugenstreifs: Gattung *Petronia: dentata, petronia, superciliaris,* Gattung *Passer*: Grauscheitelsperlinge.

Faßt man *P. domesticus* und *P. indicus* als zur Gruppe der Grauscheitelsperlinge und *P. italiae* und *P. hispaniolensis* als zur Gruppe der Braunkopfsperlinge gehörend auf, dann ist die Färbung der Oberseite von *P. domesticus* und *P. italiae* ein Beispiel für Parallelismus. Interpretiert man diese Arten als enge Verwandtschaftsgruppe, dann sind der unterschiedlich gefärbte Scheitel und die Verstärkung rsp. nahezu völlige Reduktion des Überaugenstreifs als Parallelismus im Vergleich zu den anderen Braunkopf- und Grauscheitelsperlingen zu postulieren. Der Wandel der Färbung erfolgt offenbar einfacher und schneller als der Wandel des Kopfmusters, weshalb ich die erste Variante für die bessere halte.

– Umfärbungen
--- Umfärbung von Grau zu Braun fand offenbar wiederholt statt, siehe z.B. die Rückenfärbung von *P. motitensis* (s. Tafel 69 in Clement 1994): gesamter Rücken grau – *P. m. insularis*, Bürzel und Hinterrücken braun – *P. m. rufocinctus*, das Braun reicht auf dem Rücken noch weiter hoch – *P. m. shelleyi* (auch bei der nahe verwandten Art *P. iagoensis*), das Braun reicht bis auf den Oberrücken – *P. m. cordofanicus.*
--- Umfärbung von Hellgrau zu Dunkelgrau und zu Schwarz: Scheitel von *P. motitensis cordofanicus, P. m. insularis, P. iagoensis, P. melanurus, P. ammodendri.*
--- Umfärbung von Hellbraun zu Mittelbraun (verlängerter Überaugenstreif von Unterarten von *P. motitensis*) und zu Kastanienbraun innerhalb der Gattung *Passer* (Überaugenstreif bei den Grauscheitelsperlingen *P. domesticus* und *P. indicus*, Oberkopf bei den Braunkopfsperlingen *P. hispaniolensis, P. italiae* und *P. montanus*).

Ursprünglich scheint der Grundton des Gefieders der Sperlinge bräunlich-grau gewesen zu sein. Er ist in der Gefiederfärbung der Arten der Gattung *Montifringilla* und der Weibchen vieler Arten der Gattung *Passer* erhalten. Bei der Gattung *Petronia* treten graubraune Töne stärker hervor, bei der Gattung *Montifringilla* verblaßte z.T. das helle Braun, bei der Gattung *Passer* blieben die Brauntöne bei den Graukopfsperlingen auf dem Rücken erhalten, während bei den anderen Arten die Gefiederfärbung der Oberseite oftmals Kontraste zwischen Grau und satten Brauntönen bildet wie z.B. bei *P. flaveolus, P. motitensis, P. iagoensis, P. melanurus, P. castanopterus, P. luteus.*

Radiationen während der Evolution der Passeridae

Die Sperlinge entstanden in Afrika (Summers-Smith 1988). Aus welcher Gruppe der die offene Landschaft bewohnenden Oscines sie hervorgingen, muß hier noch offen bleiben.

Ergebnis der ersten Radiation waren die Vorfahren der drei rezenten Gattungen. Die Gattung *Montifringilla* bildete sich im Gebirge heraus, die Gattung *Petronia* in einem ariden Gebiet, die Gattung *Passer* im lichten Wald am Rande der Steppe. Die erste Radiation ging bei geographischer Isolation zwar unter verschiedenen ariden Bedingungen und in unterschiedlichen Höhenstufen mit einer ökologischen Differenzierung einher, aber unter Beibehaltung der Nutzung gleicher Ressourcen – Insekten zur Jungenaufzucht und Samen von Gräsern und niedriger Stauden.

Die weitere Evolution ergab Unterschiede zwischen den Gattungen: Nur die Gattung *Passer* zeigt mit ihrer Untergruppierung eine weitere Radiation an (Abb. 2). Zunächst müssen die Vorfahren der Arten-Gruppen entstanden sein. Nachweisbar sind drei: die Graukopf-, die Grauscheitel- und die Braunkopfsperlinge.

– Gruppe der Graukopfsperlinge: Männchen und Weibchen bis auf den Kehlstreif bei einigen Arten und die Ausdehnung des Zügels und Augenstreifs gleich oder fast gleich gefärbt.

– Gruppe der Grauscheitelsperlinge: Überaugenstreif bei den Männchen nicht verlängert (Abb. 1:1) – *P. moabiticus* –, verlängert (Abb. 1:1 bis 3) – *P. motitensis, P. iagoensis, P. melanurus* –, verlängert (Abb. 1:3) und zum Hinterkopf verbreitert – *P. flaveolus, P. pyrrhonotus, P. indicus, P. domesticus*. Gelb im Gefieder kommt noch bei *P. moabiticus* (im Überaugenstreif, unterhalb der Wange und z.T. an den Flanken) und *P. flaveolus* vor.

– Gruppe der Braunkopfsperlinge: Überaugenstreif bei den Männchen nur noch als (oftmals unterbrochener) weißer Strich erhalten oder ganz fehlend; Scheitel nicht mehr grau, sondern braun (hellbraun bis dunkelbraun, rötlich oder sandfarben). Die Gefiederpartien, die bei den Grauscheitelsperlingen vom verlängerten und z.T. verbreiterten Überaugenstreif eingenommen werden, sind hier wie der Oberkopf gefärbt. Die Weibchen sind nach Muster und Färbung den Grauscheitelsperlingsweibchen sehr ähnlich, was auf die nahe Verwandtschaft beider Gruppen hinweist; nur bei *P. montanus* sind Weibchen und Männchen nahezu gleich gefärbt.

Das Muster der Federn des Kleingefieders und sein Wandel

Das Muster der Federn des Kleingefieders der Sperlinge ist wie ihr Kopfmuster ein objektives Kriterium für die Einschätzung der phylogenetischen Beziehungen der Gattungen, Gruppen und Arten. Das bis auf wenige Ausnahmen äußerlich nicht sichtbare Federmuster ist z.T. ancestral erhalten, z.T. abgewandelt, so daß sich Entwicklungsrichtungen erkennen und Evolutionslinien unterscheiden lassen.

Die Fahnen der frisch vermauserten Federn, die Federn des Ruhekleides, weisen eine Dreiteilung in der Färbung der Fahne auf: sie haben einen cremefarbenen Saum, der bis zur Brutzeit abgerieben wird, und zwei deutlich verschieden gefärbte Abschnitte, einen basalen und einen apikalen, die meistens durch einen hellen, einen hellen und einen dunklen oder nur einen dunklen Querstreifen voneinander getrennt sind, wobei das Vorhandensein eines breiten hellen Querstreifens ohne Ausbildung eines dunklen Musters ancestral ist. Der basale Fahnenteil hat im Schaftbereich ein helles Feld, dessen Ränder parallel oder konkav verlaufen (Stephan 1986). Dieses Feld, der Saum und die Färbung der Fahnenabschnitte bleiben bei der nachfolgenden Analyse unberücksichtigt, da das Feld stets vorhanden ist, der Saum abgerieben wird und die Farbe der Fahnenabschnitte unabhängig vom Federmuster abändert.

Drei unabhängig voneinander ablaufende Entwicklungen sind erkennbar:

1. Der ancestral relativ breite helle Querstreifen wird über Zwischenstufen völlig reduziert. In einigen Fällen verblaßt er, oftmals ist er nur noch schmal, oder Reste von ihm sind im Schaftbereich und in seltenen Fällen an den Fahnenrändern erhalten (Abb. 3, Stufen der Reduktion des hellen Querstreifens: A bis F).
2. Distal des hellen Querstreifens bildet sich ein Schaftstrich (der von einem durchgängigen Schaftstrich zu unterscheiden ist), ein dunkler Querstreifen oder ein in Form und Ausdehnung unterschiedliches Pfeilmuster, Varianten, die bei allen Stufen des hellen Querstreifens vorhanden sein können (Abb. 3, große Ziffern 1 bis 6: Gruppen des dunklen Musters).
3. Der dunkle Querstreifen und das Pfeilmuster können sich vergrößern und geringfügig bis stark verbreitern (Abb. 3: 2.1–2.4 bis 6.1–6.3: Varianten der Musterbildung).

Die Kombination dieser drei Entwicklungstendenzen ergeben 48 realisierte von 102 möglichen Varianten des Federmusters (Abb. 3).

Die Einbeziehung der Graukopf- und Goldsperlinge sowie der Schneefinken (Gattung *Montifringilla*) und Steinsperlinge (Gattung *Petronia*) in die Untersuchung bedingt kleinere Korrekturen des auf der Analyse des Gefieders der Männchen der Braunkopf- und Grauscheitelsperlinge entwickelten Schemas (vergl. Stephan 1986).

Vorkommen der Varianten des Federmusters bei den einzelnen Sperlingsgruppen

Anzahl der untersuchten Bälge in Klammern, M – Männchen, W – Weibchen, o? Sex unbestimmt.

Gattung *Montifringilla*

M. davidiana M (1) A1, A1 verblassend, F1 --- W ?
M. taczanowskii M (4) A1, E1, F1 --- W (5) A1, E1, F1
M. blanfordi M (3) A1, A1 verblassend, D1, F1 --- W (2) A1, D1, F1

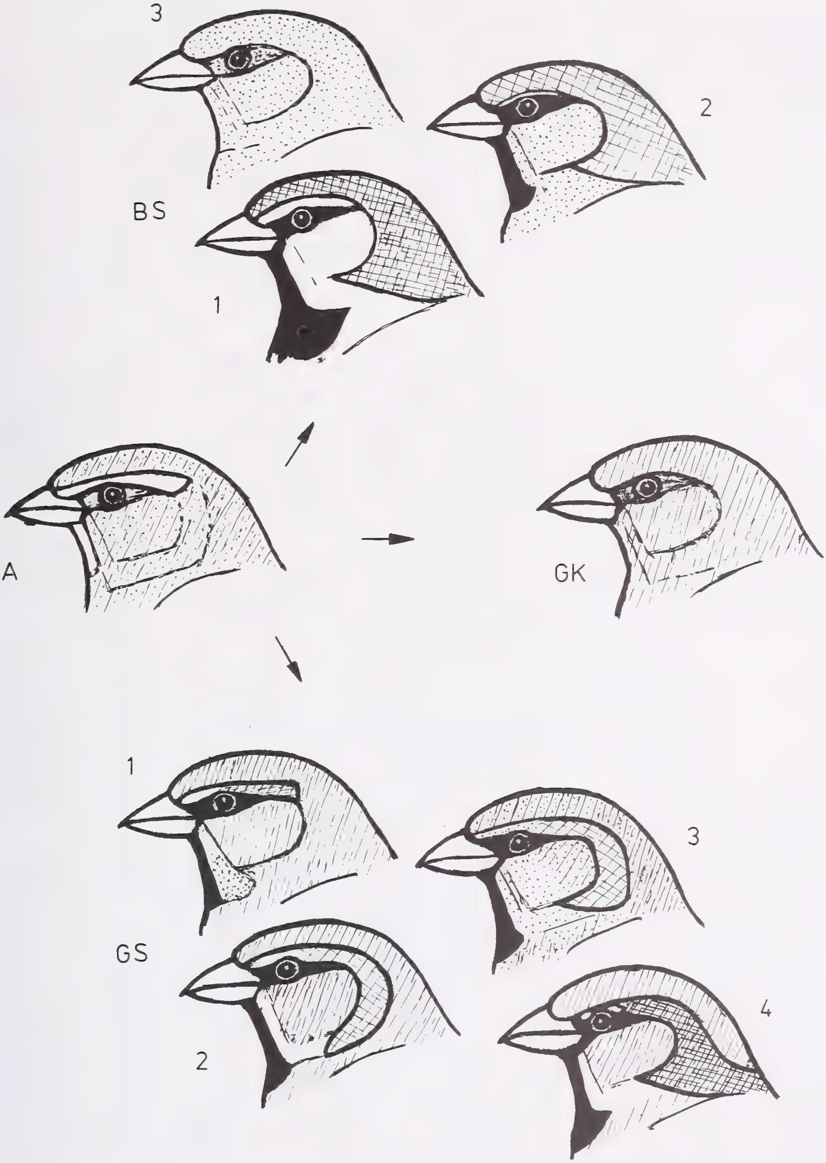


Abb. 2: Die Abwandlung des Kopfmusters bei den Männchen der Gattung *Passer* und die Gruppierung der Arten. A – rekonstruiertes ancestrales Muster, BS – Braunkopfsperlinge, GK – Graukopfsperlinge, GS – Grauscheitelsperlinge; Beispiele: BS: 1 – *P. hispaniolensis*, 2 – *P. castanopterus*, 3 – *P. luteus*, GS: 1 – *P. moabiticus*, 2 – *P. motitensis*, 3 – *P. flaveolus*, 4 – *P. domesticus*. Färbung: punktiert – gelb, gestreift u. punktiert – oliv, gestreift – grau, kariert – braun (hell bis dunkel).

M. adamsi M (4) A1, E1, F1, F4.2 --- W (4) A1, E1, F1, F4.2
M. ruficollis M (5) A1, D1 + F1, F1, F5.1 --- W (5) A1, D1 + F1, F5.1
M. nivalis M (5) A1, A3.1, D1, E1, F1, F3.1, F3.3 --- W (5) A1, A3.1, D1, F1, F3.1, F3.3

Gesamt 22 M, 21 W. W wie M. A1 alle Arten, A3.1 *nivalis*, D1 *blanfordi, ruficollis, nivalis,* E1 *taczanowskii, adamsi, nivalis,* F1 alle Arten, F3.1 und F3.3. *nivalis*, F4.2. *adamsi,* F5.1 *ruficollis.*

Die Varianten A1 und F1 sind bei allen Arten vertreten. Die Reduktion des hellen Streifens erfolgt durch Verblassen (*M. davidiana, M. blanfordi*) sowie über D1 (*M. blanfordi, M. ruficollis, M. nivalis*) und E1 (*M. taczanowskii, M. adamsi, M. nivalis*) – bei *M. nivalis* kommen beide Varianten vor, bei *M. ruficollis* D1 und F1 an ein und derselben Feder (Asymmetrie).

Ein Pfeilmuster gibt es nur bei 3 Arten (evtl. 4, wahrscheinlich auch bei *M. theresae*), es tritt im Scheitelgefieder (*M. ruficollis* F5.1, *M. adamsi* F4.2) und auch im Rücken- und Bürzelgefieder (*M. nivalis* A3.1, F3.1, F3.3) auf.

Das ancestrale Muster A1 haben bei allen Arten die Federn des Bauch- und Flankengefieders, oft auch die Federn des Bürzel- und Brustgefieders. Vor allem die Federn von Oberkopf und Nacken sowie z.T. von Ober- und Hinterrücken weisen Veränderungen auf. Das dunkle Muster erscheint meistens erst nach Reduktion des hellen Querstreifens (F), nur bei *M. nivalis* auch bei A: 3.1 und bei F: mit Steigerung zu 3.3, bei *M. ruficollis* nur bei F: 5.1 (ausgeprägtes Pfeilmuster), bei *M. adamsi* nur bei F: 4.2 (verbreitertes Pfeilmuster). Männchen und Weibchen unterscheiden sich hinsichtlich des Federmusters nicht. Individuelle Unterschiede wurden nicht festgestellt.

Die schwarzen Federpartien – z.B. bei *M. davidiana* an Stirn, Zügel, Kehle und Brustlatz – kommen durch Abrieb zustande. Bemerkenswert dabei ist, daß offenbar nicht nur der Federsaum abgerieben wird, sondern auch der hier verkürzte apikale Fahnenteil, so daß nur der stark ausgedehnte basale schwarze Fahnenteil übrigbleibt.

Insgesamt liegen recht ancestrale Verhältnisse vor.

Bemerkungen zur Systematik

Das Federmuster und seine Abwandlung läßt keine verwandtschaftlichen Gruppierungen erkennen, auch nicht zwischen *M. ruficollis, M. adamsi* und *M. nivalis*. Auch die Aufhellung des Schnabels der Männchen (beginnend bei *M. nivalis*, bis auf die Spitze bei *M. davidiana* und *M. taczanowskii*) hat keinen verwandtschaftlichen Bezug, es handelt sich um Parallelismus bei den drei Hochgebirgsformen; bei jeder der drei Arten ist das Pfeilmuster in einer anderen Variante ausgebildet.

Die Reduktion des hellen Streifens erfolgt sowohl über C und D als auch über E (Varianten beider Wege sind bei *M. ruficollis* und *M. nivalis* vorhanden), es handelt sich also nicht um Alternativen, wenn eine davon im Gefieder einer Art fehlt. Dies trifft auch auf das Verblassen des hellen Quersteifens zu (bei *M. davidiana* und bei *M. blanfordi*, bei dieser Art ist auch D1 vorhanden). Das Vorhandensein aller Stufen – A, C, D, E und F (vergl. Abb. 3) – könnte als relativ ancestraler Zustand gewertet werden. C kommt bei keiner *Montifringilla*-Art mehr vor, D bei *M. blanfordi, M. ruficollis, M. nivalis*, E bei *M. taczanowskii, M. adamsi, M. nivalis. M. nivalis* würde danach zwischen beiden Gruppen vermitteln, wobei je eine Art *(M. ruficollis* rsp. *M. adamsi*) ein Pfeilmuster ausgebildet hat. *M. davidiana* könnte *M. blanfordi* angeschlossen werden, da bei beiden A 1 verblassend vorkommt. Zu dieser Gruppe würde aufgrund des Gesichtsmusters auch *M. theresae* passen, während sich eine engere verwandtschaftliche Beziehung zwischen *M. taczanowskii* und *M. adamsi* von der Kopfzeichnung her nicht erkennen läßt, schon eher zwischen *M. adamsi* und *M. theresae* oder zwischen *M. adamsi* und *M. nivalis.* Nach der Methode der DNA-Hybridisation bilden diese beiden Arten eine Verwandtschaftsgruppe und die anderen 4 Arten eine zweite (Gebauer et al. 1999), weshalb die Autoren für letztere wieder den Gattungsnamen *Pyrgilauda* benutzen.

Radiation der Gattung

Wenn die Musterung des Mantels und beim Männchen ein schwarzer Schnabel, ein schwarzer Zügel und Kehlstreif ancestrale Merkmale sind (s. Passeridae insgesamt), dann wäre *M. theresae* ein Vertreter mit relativ ancestralem Muster. Allerdings hat auch das Weibchen einen schwarzen Schnabel, sind Oberkopf von Männchen und Weibchen gestrichelt und ist das Braun des Gefieders etwas verdeckt.

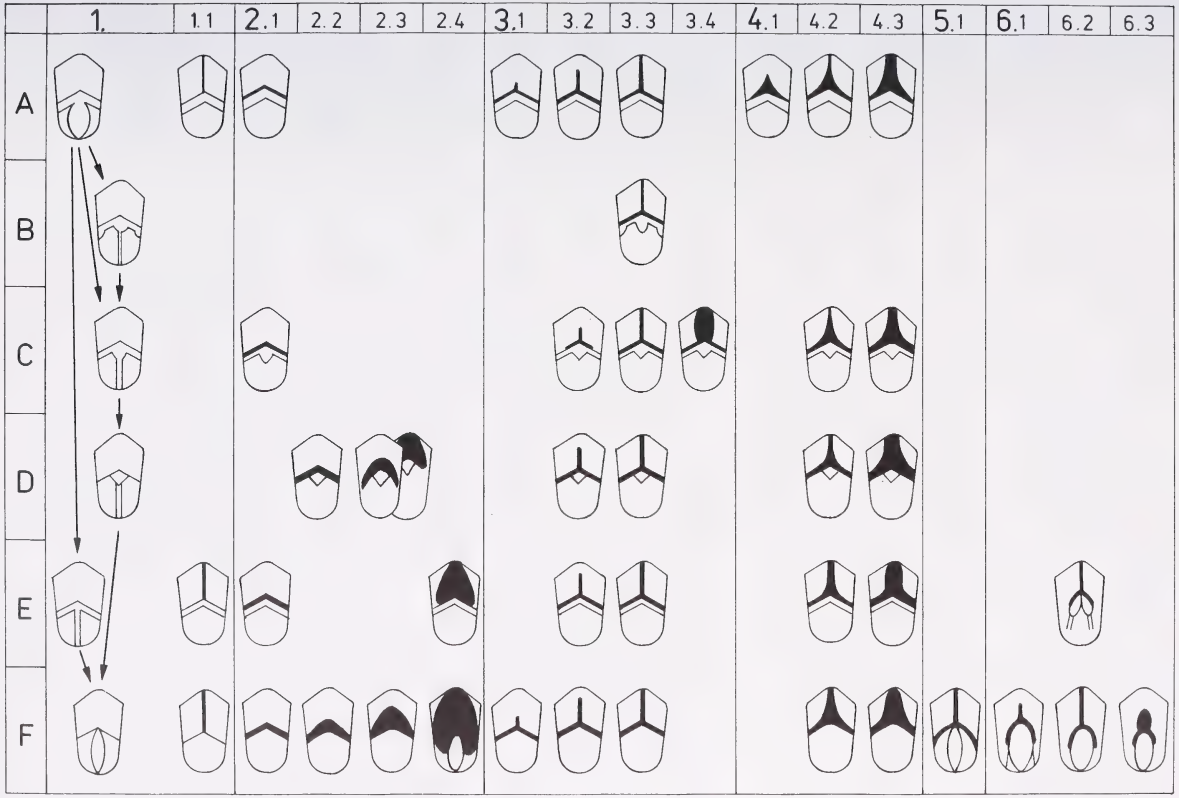


Abb. 3: Das Muster der Federn des Kleingefieders der Passeridae. Der Saum, der bis zur Brutzeit abgerieben wird, ist weggelassen. Apikaler und basaler Abschnitt der Fahne sind stets verschieden gefärbt. Der zentrale Bereich des basalen Teils ist hell, seine Form variiert (s. Spalte 1). Die Kombination der Reduktionsstufen des hellen Querstreifens und Grade der Ausprägung der verschiedenen dunklen Muster ergibt eine Vielzahl von Varianten. A bis F: Stufen der Reduktion des hellen Querstreifens, 1 bis 6 (große Ziffern): Dunkle Muster distal des hellen Querstreifens, 1.1 bis 6.3 : Graduelle Intensivierung der dunklen Muster.

– *M. blanfordi* hat eine aufgehellte Wange, verblaßte Mantelmusterung, aber noch das helle sandfarbene Braun des Gefieders.

– *M. davidiana* hat (noch) ein kräftig sandfarbenes Gefieder und dunkle Wangen, aber im Kontrast zum Schwarz der Stirn ist der Schnabel auch beim Männchen hell.

– *M. ruficollis* hat noch eine deutliche Musterung des Mantels und ein kräftig hellbraunes Gefieder. Ein Überaugenstreif ist noch erkennbar, die Wange ist zweifarbig: vorn weiß, hinten hell rötlichbraun. Die weißen Stellen im Flügel treten stärker als bei *M. theresae* hervor (bei *M. blanfordi* und *M. davidiana* sind diese Partien nicht weiß).

– *M. taczanowskii* läßt sich *M. ruficollis* anschließen: Deutliche Musterung des Mantels, Zügel, deutlicher Überaugenstreif, Wange vorn wenig, hinten stärker (bräunlich) grau, Gefieder beim Weibchen kräftig sandfarben, beim Männchen zu weißlich aufgehellt.

– *M. adamsi* ließe sich *M. theresae* anschließen. Gefieder sandbraun, aber Zügel beim Männchen nicht mehr schwarz, helle Flügelfelder größer.

– *M. nivalis* hat ein mehr nach grau verändertes Gefieder, wobei das des Mantels nach braun dunkelte (bei *M. n. alpicola* noch nicht in dem Maße wie bei *M. n. nivalis*).

Zusammengefaßt ergibt sich die Entwicklung von einer ancestralen *Montifringilla*-Art zu:

-- *M. theresae* – südlich des Aralsees: hohe Pässe, Felsen, Bergplateaus, die Verbreitung ist offenbar ancestral, die Art bildete sich hier bei bzw. kurz nach der Ausbreitung der Schneefinken von Afrika nach Mittelasien heraus. Maske und Schnabel wurden auch bei den Weibchen schwarz.

-- *M. blanfordi* – Tibet, NW-China; sandige Steppen, Plateaus, Gebirge. Noch kontrastreich, Schnabel schwarz.

– *M. davidiana* – Mongolei, NW-China; Halbwüsten, hohe Lagen. Noch kontrastreich, Schnabel hell.

-- eine Art, aus der zwei rezente hervorgingen:

-- *M. ruficollis* – Tibet, W-China; Sandsteppen, alpines Grasland, Steinsteppen. Kontrastreich, Schnabel beim Männchen schwarz.

-- *M. taczanowskii* – Tibet, W-China; Steinsteppen, in höheren Gebirgslagen als vorige Art. Blasser und größer als diese.

-- *M. adamsi* – Himalaya, NW-China; Gebirge, Plateaus, Geröllfelder. Schnabel beim Männchen schwarz, viel Weiß im Gefieder.

-- *M. nivalis* – W-China, Zentalasien bis Europa; Schneefelder, hohe Lagen. Schnabel beim Männchen schwarz, Basis des Unterschnabels hell, noch mehr Weiß im Gefieder als vorige Art.

Die Vorfahren kamen aus Afrika und breiteten sich bis in die Gebirge Zentralasiens aus. Dabei kam es zu Veränderungen der Färbung, zur Aufhellung des Gefieders und z.T. zur Größenzunahme.

Nach der Ausbreitung erfolgte eine getrennte Entwicklung in Arealen, mit denen die gegenwärtigen nicht übereinstimmen, und in verschiedenen Höhenstufen. Nach einer Zeit der Eigenentwicklung und Erweiterung ihres Areals erlangten die Arten die Fähigkeit, auch in anderen Höhenlagen und Habitaten zu existieren, und es kam zu einer z.T. beträchtlichen Sympatrie.

Offenbar war die Urform der Gattung eine an das Leben in Steppen und Halbsteppen angepaßte Art, die sich bis in die hochgelegenen Gebiete Asiens ausbreitete und von hier aus Halbwüsten, Wüsten, Täler (rezent *M. davidiana*), Grasland, Steinsteppen, Hochplateaus (rezent *M. ruficollis)*, Sandsteppen (rezent *M. blanfordi*), alpine Hänge, Pässe, Geröll- und Schneefelder (rezent *M. nivalis*) besiedelte. Ancestral war das Gefieder farbiger und dem Muster der Urform der Sperlinge (vergl. rekonstruiertes Modell) noch relativ ähnlich, aber mit Vorherrschen gelblich-bräunlicher Farbtöne (die noch weitgehend erhalten sind, insbesondere bei den Weibchen von *M. blanfordi, M. davidiana. M. ruficollis* und *M. adamsi*).

Gattung *Petronia*

P. dentata M (5) A1, F1 --- W (2) A1, E1
P. xanthocollis M (4) E1, E1 verblassend, F1 --- W (3) E1, F1
P. brachydactyla o? (2), M (1) E1, E1 verblassend, F1 --- W (1) E1, F1
P. superciliaris M (5) E1, F1 --- W (5) E1, F1
P. pyrgita M (3) A1, B1, C2.1, F1, F2.1 --- W (4) A1, F1
P. petronia M (5) A1, A2.1, C1, F1, F3.2, F4.2 --- W (5) A1, E1, F1, F3.2, F4.2

Gesamt 23 M, 20 W, 2 o?. A1 M u. W *dentata, pyrgita, petronia*, A2.1 M *petronia*, B1 M *pyrgita*, C1 M *petronia*, C2.1 M *pyrgita*, E1 M u. W *xanthocollis, brachydactyla, superciliaris*, nur W *dentata, petronia*, F1 M *dentata*, M u. W *xanthocollis, brachydactyla, superciliaris, pyrgita, petronia*, F2.1 M *pyrgita*, F3.2 u. F4.2 M u. W *petronia*.

Bei drei Arten – *P. dentata, P. pyrgita, P. petronia* – ist das ancestrale Muster A1 noch erhalten, bei den drei anderen – *P. xanthocollis, P. brachydactyla, P. superciliaris* – nicht mehr, bei ihnen ist der helle Querstreifen bereits schmal (E1). Die Zwischenstufe B 1 kommt nur bei *P. pyrgita*, Stufe C bei *P. pyrgita* und *P. petronia* vor.

Nur bei Männchen von *P. petronia* (A2.1, Bauch) und von *P. pyrgita* (C2.1, Bürzel, F2.1, Unterrücken) tritt ein dunkler Querstreifen auf, bei *P. petronia* auch das einfache und das verbreiterte Pfeilmuster (Männchen und Weibchen: F3.2 und F4.2 – vor allem im Scheitelgefieder, schwächer bis zum Oberrücken).

Von A1 bis F1 liegen bis auf D alle Stufen der Reduktion des hellen Querstreifens vor, die Endstufe F wird bei allen Arten erreicht. Nur bei zwei Arten (*P. pyrgita, P. petronia*) tritt ein dunkler Querstreifen auf, und nur bei einer (*P. petronia*) ein Pfeilmuster.

Hinsichtlich des Federmusters sind *P. xanthocollis, P. brachydactyla* und *P. superciliaris* einheitlich, sie haben nur die Varianten E1 und F1, *P. dentata* hat nur A1 und E1 (Weibchen) bzw. A1 und F1 (Männchen). *P. superciliaris* und *P. petronia* lassen sich nicht zu einer Gruppe zusammenfassen, denn ersterer fehlt die Ausbildung des dunklen Musters. Bei *P. pyrgita* hat das Weibchen nur die Varianten A1 und F1, seine Federn haben dunkle Querstreifen (C2.2 – Bürzel, F2.1 – Rücken), aber kein Pfeilmuster, ein solches kommt nur bei *P. petronia* vor.

Radiation der Steinsperlinge

Der Ursprung der Steinsperlinge müßte wie derjenige der anderen Sperlinge in Afrika liegen. Das Muster der Federn gibt wenig Hinweise auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten. Die Befunde deuten darauf hin, daß äußerlich so unterschiedliche Arten wie *P. petronia* und *P. pyrgita* evtl. näher miteiander verwandt sind als *P. petronia* und *P. superciliaris*. Deren Äußeres ist das Ergebnis von Konvergenz.

Die Entwicklung außerhalb Afrikas begann offenbar in Vorderasien. 1. Von hier aus begann die Ausbreitung in Gebiete Mittelasiens sowie von Südeuropa und Nordafrika (Atlas-Gebirge): *P. petronia* bei Herausbildung des kontrastreichen Gefieders und in Asien z.T. des Zugverhaltens. 2. Im Gebiet südlich des Kaspi-Sees entstand *P. brachydactyla* als Zugvogel. 3. In Indien entwickelte sich *P. xanthocollis* und breitete sich offenbar sekundär bis ins südliche Kaspi-Gebiet aus.

P. brachydactyla ist eine helle *P. petronia*. *P. petronia* hat noch das Sperlingsmuster auf dem Mantel, verstärkt ist der Superciliarstreif – weiß, vergrößert und kontrastierend mit der Färbung benachbarter Gefiederpartien (s. oben). Bei *P. xanthocollis* ist der Superciliarstreif noch angedeutet, das einheitliche Braun des Gefieders ist sekundär.

In Afrika gibt es rezent 3 Arten: *P. pyrgita, P. dentata* und *P. superciliaris*. Am ancestralsten wirkt *P. dentata*: bei juv. und Weibchen ist das Sperlingsmuster des Mantels deutlich ausgeprägt, der Überaugenstreif ist vorhanden, der Schnabel des Männchens ist schwarz, der Überaugenstreif ist beim Männchen verlängert und hinter dem Auge hellbraun, beim Weibchen weiß, bei juv. gelblich (wie bei vielen Arten der Gattung *Passer*). Juvenile *P. xanthocollis* haben Ähnlichkeit mit juv. *P. dentata*.

1. *P. dentata* ist der ancestralen *Petronia*-Art offenbar am ähnlichsten geblieben, die Art bewohnt aride Gebiete, Wadis, Halbwüsten. Afrika.

Die Entwicklung verlief:

2. zu *P. xanthocollis*: trockene Wälder, Strauchgebiete, Oasen. Asien.
3. zu *P. petronia* und *P. brachydactyla*: *P. brachydactyla*: Wadis, Steinwüsten, rasige Gebirgshänge. Südl. des Kaspi-Sees, *P. petronia*: trockene Gebiete in Gebirgen. Asien und Ausbreitung bis nach Westeuropa.
4. zu *P. pyrgita*: trockene lichte Wälder, Dornengebüsch. Afrika.
5. zu *P. superciliaris*: Dornengebüsch, Akazienwälder – ähnliche Habitate wie *P. pyrgita*, aber kontrastreiche Färbung durch deutlichen Überaugenstreif, dunklen oberen und unteren Rand der Wange sowie dunklen Oberkopf. Afrika.

Die ancestralen Steinsperlinge harrten in Gebieten aus, die immer arider wurden und/oder breiteten sich in Trockengebiete hinein aus und besiedelten Wadis, Halbwüstentäler, Steinwüsten, in Trockengebieten anstehenden Fels. Dabei wurde in einigen Fällen das Sperlingsmuster des Mantels stark reduziert und die Färbung dunkler graubraun (*P. dentata, P. xanthocollis*) oder auch blasser (*P. brachydactyla, P. pyrgita*). Der gelbliche Farbton (wie bei der Gattung *Montifringilla*) ist noch im Winterkleid von *P. superciliaris* vorhanden, die gelbe Farbe im Kehlfleck (außer bei Weibchen einiger Arten und bei *P. brachydactyla* auch beim Männchen). Die ancestrale schwarze Färbung des Schnabels der Männchen kommt nur noch bei *P. dentata* (Afrika) und *P. xanthocollis* (Indien) vor.

Gattung *Passer*

Graukopfsperlinge

P. suahelicus M (5) A1, C3.3, E1, F3.3 Tendenz zu 4.2. --- W (4) A1, C3.3, E1, F3.3
P. diffusus o? (4) M (2) A1, A2.1, C3.3, D3.2, E1, F3.3 --- W ?
P. griseus M (5) A1, A4.1, D1, D4.2, E3.2, F1, F3.2 --- W (5) wie M
P. swainsoni o? (1) M (3) A1, A3.2, B1, B3.3, C4.2, E3.3, F1, F3.3 --- W (2) wie M
P. gongoensis M (5) A1, C3.3, D4.2, E1, E3.3, F6.2 – W (4) A1, A4.2, C3.2, D4.2, E1, F1, F4.2

Gesamt 5 o?, 20 M, 15 W. W wie M außer *suahelicus* und *gongoensis*.
A1 alle Arten, A2.1 *diffusus*, A3.2 *swainsoni*, A4.1 *griseus*, A4.2 nur W *gongoensis*, B1 und B3.3 *swainsoni*, C3.2 *gongoensis*, C3.3 *suahelicus, diffusus, gongoensis*, C4.2 *swainsoni*, D1 *griseus*, D3.2 *diffusus*, D4.2 *griseus, gongoensis*, E1 *suahelicus, diffusus, gongoensis*, E3.2 *griseus*, E3.3 *swainsoni*, nur M *gongoensis*, F1 *griseus, swainsoni*, F3.2 *griseus*, F3.3 *suahelicus, swainsoni, diffusus*, F4.2 nur M *suahelicus*, nur W *gongoensis*, F6.2. nur M *gongoensis*.

Die Reduktion des hellen Querstreifens erfolgt sowohl über die Varianten B bis D, als auch über E und F. Ein dunkler Querstreifen kommt nur bei *P. diffusus* vor (A2.1), ein kräftiges Pfeilmuster (C4.2, D4.2) tritt bei *P. griseus, P. swainsoni* und *P. gongoensis* auf, ein meist nicht sehr markantes (3.2 und 3.3) bei allen Arten, bei *P. swainsoni* bereits bei A, bei den anderen bei C und weiteren Stufen der Reduktion des hellen Streifens. Am weitesten fortgeschritten ist die Ausbildung des Pfeilmusters bei *P. gongoensis*.

Die Federn der meisten Gefiederpartien haben ein ancestrales Muster (A1). Bei den meisten Arten wird der helle Querstreifen in vielen Gefiederpartien teilweise bis vollständig reduziert. Das Pfeilmuster kann bei voller Ausbildung des hellen Querstreifens hinzutreten:
-- Brust und Kehle *P. suahelicus*
-- Brust, Oberrücken und Hinterkopf *P. swainsoni*
-- Brust, Oberrücken, Hinterkopf und Scheitel (Flanken: dunkle Querstreifen) *P. diffusus*
-- Flanken, Oberrücken und Scheitel *P. griseus*
-- Brust, Bauch (Weibchen schwach), Oberrücken, Hinterkopf und Scheitel *P. gongoensis*.

Es ist eine gewisse Steigerung zu erkennen: nur an der Unterseite (*P. suahelicus*) und zunehmende Ausdehnung auf der Oberseite (*P. swainsoni, diffusus, gongoensis*, abweichend *P. griseus*: nicht an Brust und Hinterkopf). Individuelle Unterschiede in der Ausprägung des dunklen Musters können zu einer Strichelung von Gefiederpartien führen.

Radiation der Graukopfsperlinge
Die Graukopfsperlinge stammen entweder von einer Basis-Art der Gattung *Passer* oder der Basis-Art der Grauscheitelsperlinge ab. Als ancestral sind zu werten 1. bräunliches Gefieder, 2. noch erkennbare Musterung des Mantels, 3. heller Kehlstreif.

Die Graukopfsperlinge könnten sich südlich des Äquators entwickelt haben.
– Im Süden Afrikas kommt *P. diffusus* vor. Im Kopfgefieder ist ein bräunlicher Farbton erhalten. Nur bei dieser Art tritt ein dunkler Querstreifen auf und das Pfeilmuster im Brust-, Scheitel-, Hinterkopf und Oberrückengefieder.
– *P. suahelicus*, verbreitet in Ostafrika südlich des Äquators, hat einen weißen Kehlstreif und nur im Kehl- und Brustgefieder ein dünnes Pfeilmuster.
– *P. griseus* ist weit verbreitet – südlich und nördlich des Äquators. Die Art hat noch einen hellen Kehlstreif, aber das Pfeilmuster nur im Flanken- sowie im Scheitel- und Oberrückengefieder.

– *P. gongoensis* ist am und nördlich des Äquators in Ostafrika verbreitet. Im Gefieder ist noch viel Braun enthalten. Beim Männchen ist das Muster des Mantels noch recht gut zu erkennen. Der helle Kehlstreif fehlt; in diesem Bereich ist das Pfeilmuster ausgebildet, ferner im Gefieder von Oberkopf und Oberrücken. Nur diese Art hat das Muster 6.2.

– *P. swainsoni* stimmt in mehreren Merkmalen mit *P. gongoensis* überein. Das ist die Art mit der nördlichsten Verbreitung: nördlich des Äquators östlich des Nils.

Offenbar gehen *P. diffusus, P. suahelicus* und *P. griseus* direkt, *P. gongoensis* und *P. swainsoni* dagegen über eine gemeinsame Elternart auf die Stammform der Gruppe zurück.

Goldsperlinge

P. luteus M (5) A1, A1.1 --- W (2) A1
P. euchlorus M (1) A1, A1.1 --- W (2) A1
P. eminibey M (5) A1, B1, E1 , F1 --- W (3) E1, E1.1, E3.2, F1, F1.1, F6.2.

Gesamt 11 M, 9 W. *P. luteus, P. euchlorus* M und W A1, nur M A1.1.
P. eminibey nur M: A1, B1, M u. W: E1, F1, nur W: E1.1., E3.2., F1.1., F6.2.

Nach den Mustern der Federn ist *P. eminibey* nicht näher mit *P. luteus* und *P. euchlorus* verwandt, sondern steht anderen Braunkopfsperlingen näher als diesen beiden Arten, nämlich *P. rutilans, P. italiae* und *P. hispaniolensis*, bei denen dieselbe Form des Pfeilmusters (Variante 6) vorkommt.

Bei *P. luteus* und *P. euchlorus* gibt es keine Reduktion des hellen Querstreifens. Bei den Männchen haben manche Scheitelfedern Schaftstriche (A1.1). Dunkle Querstriche und Pfeilmuster treten nicht auf. Das ist ein ancestraler Zustand, der in dieser Form auch nicht bei Graukopfsperlingen auftritt, sondern (ohne A1.1) nur noch bei einem Braunkopfsperling, nämlich bei *P. simplex*. Nach diesem Federmuster, das nahezu unverändert blieb, sind diese Arten Vertreter der Basisgruppe der Braunkopfsperlinge, bei denen damit das ancestrale Federmuster der Gattung insgesamt erhalten geblieben ist. Bei beiden Arten wurde das ancestrale Gelb des Gefieders intensiviert, am stärksten bei *P. euchlorus*, der sicher aus *P. luteus* hervorgegangen ist, wie das die Kleider der Weibchen beider Arten und der Männchen im Winterkleid nahelegen.

Braunkopfsperlinge

P. simplex M (5) A1 --- W (5) A1
P. castanopterus M (2) A1, C1, E1, F1, F6.3 --- W ?
P. rutilans M (5) A1, F1 --- W (5) A1, A1.1, C2.1, E1, E3.3, F1, F5.1
P. montanus M (5) A1, A4.2, D3.3, E1.1, F1, F3, 3 – W (5) A1, A4.2, D3.3, E1.1, F1, F2.2, F2.4, F3.3
P. italiae M (5) A1, A4.2, C3.4, D3.3, E2.4, F2.2, F2.3, F2.4 – W (2) A1, A3.3, C3.2, D3.3, F 6.2
P. hispaniolensis M (5) A1, D2.2, D2.3, D4.2, E4.2, F1, F2.1, F2.2 – W (5) A1, A3.3, C3.2, C3.3, F2.2, F2.3, F2.4, F5.1, F6.2

Gesamt 27 M, 22 W. A1, A1.1 W *rutilans*, A3.3 W *italiae, hispaniolensis*, A4.2 M *italiae* W *montanus*, C1 M *castanopterus*, C2.1 W *rutilans*, C3.2 u. C3.3 W *italiae, hispaniolensis*, C3.4 M *italiae*, D2.2 u. D2, 3 M *hispaniolensis*, D3.3 M u. W *montanus*, W *italiae*, D4.2 u. D4.3 M *hispaniolensis*, E1 M *castanopterus*, W *rutilans*, E1.1 M u. W *montanus*, E2.4 M *italiae*, E3.3 M *hispaniolensis* W *rutilans*, E4.2 M *hispaniolensis*, F1 M alle Arten außer *simplex*, W nur *rutilans, montanus*, F2.1 *hispaniolensis*, F2.2 M u. W *hispaniolensis*, M *italiae*, W *montanus*, F2.3 M *italiae*, W *hispaniolensis*, F2.4 M *italiae*, W *hispaniolensis, montanus*, F3.3 M u.W. *montanus*, F5.1 W *rutilans, hispaniolensis,* F6.2 W *italiae, hispaniolensis*, F 6.3 M *castanopterus*.

Variante A 1 ist bei allen Arten vorhanden. Der helle Querstreifen wird sowohl über C und D (B fehlt) als auch über E und F reduziert. *P. simplex* hat nur Stufe A, die anderen Arten haben auch die Endstufe F und mehrere Zwischenstufen, *P. italiae* hat alle drei: C, D und E.

Bei *P. castanopterus* tritt das seltene Muster 6.3 auf, und zwar nur bei F. Nach dem Federmuster der Männchen zu urteilen, ist die Art relativ ancestral geblieben. Noch einfach sind die Muster bei den Männchen von *P. rutilans*: nur A1 und F1. Die Musterbildung bei den Weibchen aber zeigt, daß bei den Männchen mehrere Muster nicht mehr ausgebildet werden, falls sie nicht nur im Weibchenkleid entwickelt wurden. Das Pfeilmuster tritt erst bei E auf. Bei *P. hispaniolensis* erscheinen die Muster ab D, bei *P. italiae* und *P. montanus* bereits ab A. Alle

Kategorien sind vertreten. Die Steigerung der Muster ist weit verbreitet, z.B. von 2.1 zu 2.4 – stark bis sehr stark verbreiterter dunkler Querstreifen, von 3.2 bis 3.4, 6.2 zu 6.3 – Verstärkung der verschiedenen Pfeilmuster.

Unterschiede zwischen Männchen (M) und Weibchen (W) gibt es bei mehreren Arten: *P. rutilans* M haben 2, W 7 Varianten, *P. montanus* M und W haben 6 Varianten gemeinsam, die W ferner F2.2 und F2.4., *P. italiae* M und W haben A1, D 3.3, nur die M 7 Varianten, nur die W 4 Varianten, *P. hispaniolensis* M und W haben A1 und F2.2 gemeinsam, nur die M haben 8 Varianten, nur die W 7 Varianten.

Die Weibchen von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* stimmen in folgenden 5 Varianten überein: A1, A3.3, C3.2, C3.3, F6.2, *P. italiae* haben noch D3.3 (wie die M), *P. hispaniolensis* F2.2 (wie die M) und F2.3 und F2.4 (wie die *P. italiae*-M) sowie F5.1; F2.2 und F2.4 kommen auch bei den Weibchen von *P. montanus* vor.

Individuelle Unterschiede treten im Scheitelgefieder von *P. montanus* und *P. italiae* auf – bis zur dunklen Sprenkelung oder sogar Schwarzfärbung des zentralen Bereichs durch starke Ausdehnung des dunklen Querstreifens – F2.4 (prinzipieller Unterschied zur Sprenkelung des Scheitels bei *P. domesticus*!).

Dunkle Muster treten in folgenden Gefiederpartien auf. Oberrücken – *P. montanus*, Männchen von *P. castanopterus*, Weibchen von *P. rutilans,* Scheitel – Weibchen von *P. rutilans*, Bürzel – *P. montanus*, Brust und Kehle – Weibchen von *P. rutilans*. Außer im Bauchgefieder in allen Partien und intensiver als bei den anderen Arten bei *P. italiae* und *P. hispaniolensis.*

Verwandtschaftliche Beziehung der Arten

P. simplex hat nur das ancestrale Muster A1. Beim Männchen von *P. rutilans* mit nur 2 Varianten (A 1 und F) könnten weitere Muster nicht mehr ausgebildet werden, denn das Weibchen hat solche bei A, C, E und F. *P. castanopterus*-Männchen haben Var. 1 von A, C, E und F und ein Pfeilmuster bei F (F6.3). *P. montanus* zeigt einige Übereinstimmungen mit der nächsten Gruppe, die von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* gebildet wird, wobei bei *P. italiae* nichts darauf hindeutet, daß es sich um ein Hybridisationsprodukt handeln könnte.

P. simplex läßt sich *P. luteus* und *P. euchlorus* anschließen, bei denen fast ausschließlich das ancestrale Muster A 1 ausgebildet ist und nur im Gefieder von Brust und Kehle Schaftstriche auftreten (A 1.1, eine Variante, die auch beim Weibchen von *P. rutilans* vorkommt).

Zur Gruppe *P. rutilans, P. castanopterus, P. montanus* könnte *P. eminibey* gestellt werden (Reduktion des hellen Querstreifens bei F 1, bei Männchen ohne dunkle Muster, bei Weibchen bei E und F Schaftstriche (Var. 1.1), bei E Pfeilmuster (Var. 3.2; bei Weibchen von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* bei C) und bei F ein Pfeilmuster der Variante 6.2 (wie bei Weibchen von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* und verstärkt bei Männchen von *P. castanopterus*).

Radiation der Braunkopfsperlinge

1. *P. simplex* gehört nach dem Federmuster zur Basisgruppe der Braunkopfsperlinge. Die Herausbildung der Art ist eine Anpassung an das Leben bei und in Wüsten. Heute ist die Art in N-Afrika weit verbreitet, und sie breitete sich bis Mittelasien aus. Sie besiedelt Oasen, Ränder von Wüsten, Wadis, Sandebenen. Die afrikanische Unterart hat im Weibchenkleid noch das gelbliche helle Braun, wie es z.B. bei Männchen von *P. ammodendri* im verlängerten Überaugenstreif, bei juv. Männchen von *P. motitensis* in den hellen Säumen des Ruhekleides und im Überaugenstreif der Weibchen von *P. castanopterus* auftritt.

2. Asien wurde wiederholt von Braunkopfsperlingen besiedelt. So von Afghanistan bis China und Japan, im Süden bis Laos: Die Ausbreitung erfolgte wie bei dem Schneefinken, Gattung *Montifringilla*, über Kleinasien und führte zur Herausbildung von *P. rutilans*. Als ancestrale Merkmale sind die gelbe Färbung des Gefieders und die Zeichnung des Mantels hervorzuheben.

3. *P. montanus* entstand offenbar im Kaukasusgebiet (bei näherer Verwandtschaft mit der Gruppe *P. italiae / P. hispaniolensis*) oder im Osten Asiens (bei näherer Verwandtschaft mit *P. rutilans*; dann wäre das dunkle Braun des Oberkopfes – das, allerdings nur im verlängerten und verbreiterten Überaugenstreif, auch bei Männchen von *P. domesticus* und *P. indicus* vorkommt – eine Parallelentwicklung zu *P. italiae* und *P. hispaniolensis*). Wie bei den Graukopfsperlingen sind die Weibchen wie die Männchen gefärbt. Es ist die einzige Art mit einem schwarzen Ohrfleck. Das Muster des Mantels ist deutlich. Die Art erreichte eine sehr weite

Verbreitung in Asien und Europa. Nur noch *P. domesticus* ist so weit nach Norden vorgedrungen.

4. *P. hispaniolensis* hat sich als Zugvogel von NW-Afrika über den Mittelmeerraum bis nach Mittelasien ausgebreitet. Die Vögel kehren zum Brüten in ihre Kolonien zurück und nutzen die zu dieser Zeit reichlich vorhandenen Ressourcen.

5. *P. italiae* ist mit *P. hispaniolensis* eng verwandt. Es ist keine (stabilisierte) Hybridform. Die Art entstand im Norden Afrikas östlich von *P. hispaniolensis* – beide haben eine gemeinsame Stammart – und breitete sich über Sizilien in Italien bis zu den Alpen sowie auf einigen Inseln aus. Sie blieb Standvogel.

6. *P. castanopterus* ist in seiner gegenwärtigen Verbreitung im wesentlichen auf das Horn von Afrika begrenzt. Die Art hat das Sperlingsmuster auf dem Mantel und noch Gelb im Gefieder. Das Weibchen ähnelt dem Weibchen von *P. eminibey* sehr. Das Männchen hat einen grauen Rücken wie die Männchen mancher Unterarten von *P. motitensis* (Parallelentwicklung).

7. An die Basis der Gruppe gehören *P. luteus* und *P. euchlorus*, die südlich der Sahara verbreitet sind. Bei ihnen ist die gelbe Färbung des Gefieders intensiviert.

8. *P. eminibey* hat dagegen kein Gelb mehr im Gefieder (es sei denn, es verbirgt sich im Rotbraun). Hervorzuheben ist vor allem das besondere Pfeilmuster (6.2), das auch bei *P. rutilans, P. italiae* und *P. hispaniolensis* vorkommt. In der Verbreitung schließt die Art an *P. castanopterus* an, mit der sie die rotbraune Färbung der Flügeldecken gemeinsam hat. Juv. von *P. eminibey* und Weibchen von *P. castanopterus* sehen sich sehr ähnlich.

Nach diesen Befunden ergibt sich folgende Anordnung der Arten: *P. simplex* (Afrika) – *P. luteus* und *P. euchlorus* (Afrika) – *P. eminibey* und *P. castanopterus* (Afrika) – *P. rutilans* (SO-Asien) – *P. montanus* (fast ganz Asien, Europa) – *P. italiae* (mittleres N-Afrika, Italien, einige Inseln) und *P. hispaniolensis* (N-Afrika, SO-Europa bis Mittelasien), wobei *P. italiae* und *P. hispaniolensis* wie *P. rutilans* in die Nähe von *P. castanopterus* zu stellen wären. Zu *P. montanus* s. Radiation, Pkt. 3.

Von der Stammform der Braunkopfsperlinge abzweigend, paßte sich eine Population an das Leben in Oasen und am Rande der Wüsten an und wurde zu *P. simplex.* Damit verbunden waren die Aufhellung des Gefieders, der Wegfall des Musters auf dem Mantel und die Veränderung der Physiologie. Bei den Männchen von *P. luteus, P. euchlorus* und *P. eminibey*, Arten der Trockenzone, ging das Kopfmuster verloren – eine Parallele zu den Graukopfsperlingen, bei denen allerdings die Weibchen wie die Männchen gefärbt sind. Trockenes offenes Land bevorzugt auch *P. castanopterus.* Bei den nördlich verbreiteten Arten – *P. italiae, P. hispaniolensis, P. montanus* - ist in Parallele zu *P. domesticus* und *P. indicus* das ursprünglich helle Braun zu Kastanienbraun abgeändert.

Grauscheitelsperlinge
P. iagoensis 1 M, 1 W, wie *P. motitensis*
P. motitensis M (5) A1, D3.3, E1, F3.3, F5.1 --- W (5) A1, B1 + C1, C1, F1, F3.3, F5.1
P. pyrrhonotus M (1) A1, A3.3, F1, F5.1 --- W (1) A1, C3.3, F1, F3.3
P. ammodendri M (5) A1, A3.2, A3.3, F1, F5.1 --- W (3) A1, A3.3, D4.2, F5.1
P. moabiticus M (5) A1, E3.2, F1, F3.2, F3.3, F4.3 --- W (3) A1, A3.3, C3.3, D3.2, F5.1
P. melanurus M (5) A1, A4.2, E1, E2.1, F1, F4.3 -- W (5) A1, A3.3, A4.3, C4.3, E1, E3.3, E4.3, F1
P. flaveolus M (5) Al, C2.1, D3.3, E1, F1, F3.3, F4.2 -- W (1) A1, B3.3, F1
P. d. domesticus M (5) A1, A3.2, A3.3, C3.3, E3.2, F1, F3.2, F4.2 -- W (5) A1, C3.2, D3.3, E3.3, F3.3, F5.1
P. d. biblicus M (11) A1, C3.3, C4.2, E3.3, F4.3, F5.1 -- W (8) A1, A2.1, C3.3, D3.3, E3.3, F3.3, F4.2
P. indicus M (5) A1, A3.3, A4.1, C3.3, E3.3, F1, F3.3 – W (5) A1, A3.3, C3.3, D3.3, E3.3, F3.3, F5.1

Gesamt 48 M, 37 W. A1 M u. W alle Arten, A2.1 W *d. biblicus*, A3.2 M *ammodendri, d. domesticus,* A3.3 W u. M *ammodendri, indicus,* M *pyrrhonotus, d. domesticus,* W *moabiticus, melanurus*, A4.1 M *indicus*, A4.2 M *melanurus*, A4.3 W *melanurus,* B1 W *iagoensis, motitensis,* C1 W *iagoensis, motitensis,* C2.1 M *flaveolus,* C3.2 *d. domesticus,* C3.3 M u. W *d. biblicus, indicus,* M *d. domesticus,* W *moabiticus, pyrrhonotus, flaveolus,* C4.2 M *d. biblicus,* C4.3 W *melanurus,* D3.2 W *moabiticus,* D3.3 M *iagoensis, motitensis, flaveolus,* W *d. domesticus, d. biblicus, indicus,* D4.2 W *ammodendri,* E1 M u. W *melanurus,* M *iagoensis, motitensis, flaveolus,* E2.1 M *melanurus,* E3.2 M *moabiticus, d. domesticus,* E3.3 M u. W. *indicus, d. biblicus,* W *d. domesticus, melanurus,* E4.3 M *melanurus,* F1 M u. W *pyrrhonotus, flaveolus, melanurus,* M *ammodendri, moabiticus, d. domesticus, indicus,* W *iagoensis, motitensis,* F3.2 M *moabiticus, d. domesticus,* F3.3 M u. W *iagoensis, motitensis, indicus,* M *moabiticus, flaveolus,* W *pyrrhonotus, d. domesticus, d. biblicus,* F4.2 M *flaveolus, d. domesticus,* W *d. biblicus,* F4.3 M *moabiticus, melanurus, d. biblicus,* F5.1 M u. W *iagoensis, motitensis, ammodendri,* M *pyrrhonotus, d. biblicus,* W *moabiticus, d. domesticus, indicus.*

Die Reduktion des hellen Streifens erfaßt bei allen Arten die Stufen A bis F. Alle Zwischenstufen sind nachgewiesen:

– B nur bei W von *P. motitensis* und *P. iagoensis*

– C bei M von *P. flaveolus, P. domesticus,* W von *P. motitensis, P. iagoensis, P. domesticus, P. moabiticus, P. pyrrhonotus, P. flaveolus, P. melanurus*

– D bei M von *P. motitensis, P. iagoensis, P. flaveolus, P. domesticus,* W von *P. ammodendri, P. moabiticus, P. domesticus*

– E bei M von *P. motitensis, P. iagoensis, P. melanurus, P. moabiticus, P. domesticus, P. flaveolus,* W von *P. melanurus, P. domesticus.*

Bemerkenswert ist die Übereinstimmung der Männchen von *P. domesticus* und *P. flaveolus* (C, D, E und einige andere).

Die Bildung dunkler Muster ist vielfältig: Als 2.1 bei W von *P. d. biblicus* (bei A), M von *P. flaveolus* (bei C) und *P. melanurus* (bei E), 3.2 und 3.3 kommen bei allen Arten vor (z.T. schon bei A), 4.2. bei A: M *P. melanurus,* bei C: M *P. d. biblicus,* bei D: W *P. ammodendri,* bei F: M *P. flaveolus, P. d. domesticus,* W *P. d. biblicus*, 4.3 bei A, C und E: bei W *P. melanurus,* bei F: M *P. moabiticus, P. melanurus, P. d. biblicus.*

Asymmetrie wurde eine festgestellt: B1 + C1 in einer Feder zusammen bei einem Weibchen von *P. motitensis.*

Die Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen sind recht groß (Anzahl der Varianten):

M u. W: 3 *motitensis, ammodendri,* 2 *pyrrhonotus, flaveolus,* 1 *moabiticus*
nur M: 5 *moabiticus, flaveolus,* 2 *motitensis, ammodendri, pyrrhonotus*
nur W: 4 *moabiticus,* 3 *motitensis,* 2 *pyrrhonotus, flaveolus,* 1 *ammodendri.*

Die Männchen von *P. melanurus* haben 6 Varianten, die Weibchen 8, die Männchen von *P. domesticus* je Unterart bis zu 8, die Weibchen 6–7 Varianten.

Individuelle Unterschiede treten vor allem im Scheitelgefieder auf, so daß dieses einheitlich gestrichelt oder gesprenkelt (durch 4.3 – nicht wie bei Braunkopfsperlingen durch 2.4!) sein kann (vergl. auch Stephan 1984).

Dunkle Muster treten in folgenden Gefiederpartien auf:

P. motitensis, P. iagoensis M: Hinterkopf und Scheitel, W: Scheitel, Kehle
P. ammodendri M u. W: Bürzel, Hinter- und Oberrücken
P. moabiticus M u. W: Bürzel, Hinter- u. Oberrücken, Oberkopf
P. pyrrhonotus M: Flanken, Oberkopf, W: Oberrücken, Scheitel
P. flaveolus M: Bürzel, Hinterrücken, Oberkopf, W: Hinter- und Oberrücken
P. melanurus M u. W: Flanken, Brust, Oberrücken, M außerdem: Kehle
P. domesticus M u.W: Bürzel, Hinter- u. Oberrücken, Oberkopf, Flanken, Brust, W außerdem: Kehle.

Der Anteil von Gefiederpartien mit ancestralem Muster wird immer geringer, sehr hoch ist er noch bei *P. ammodendri, P. motitensis* und *P. iagoensis,* auch noch bei *P. melanurus* und *P. pyrrhonotus,* während der Anteil an Gefiederpartien mit Federn mit dunklem Muster bei *P. flaveolus, P. moabiticus, P. domesticus, P. indicus* hoch ist.

Radiation der Grauscheitelsperlinge

Auch in dieser Gruppe gibt es eine Wüstenform: *P. ammodendri.* Ihr Erscheinungsbild ist recht kontrastreich. Hierzu paßt, daß neben A1 bei den Männchen auch F1 und bei den Weibchen die Zwischenstufe D vorhanden sowie drei Varianten des Pfeilmusters ausgebildet sind.

Demzufolge hat sich die Stammpopulation der Art relativ spät vom Stamm der Gruppe gelöst. Parallelismus in der Ausprägung der Muster ist wohl auszuschließen, wie der Vergleich der Arten (s. oben) zeigt.

1. *P. ammodendri* stammt von einer Form, die von Afrika bis Mittelasien gelangt ist. Das gelbliche Braun des Gefieders ist bei Männchen und Weibchen von *P. a. stoliczkae* vorhanden, bei der Nominatform im verlängerten Augenstreif des Männchens. Die Weibchen sind den Weibchen von *P. domesticus* recht ähnlich. Die Art könnte *P. pyrrhonotus* nahestehen.

2. Die Gruppe *P. motitensis, P. iagoensis* und *P. melanurus* ist in Afrika verbreitet – im Süden Afrikas, auf den Kapverdischen Inseln (*P. iagoensis* – was auf eine vormals weitere Verbreitung von *P. motiensis* hindeutet) und nördlich des Äquators im Osten. *P. melanurus* fehlt das Sperlingsmuster auf dem Mantel. Bei *P. motitensis* ist die Färbung von Rücken (braun / grau) und Wangen (grau bis weiß) sehr variabel. Die Art ist ein Beispiel dafür, daß das Kopfmuster konstanter als die Rückenfärbung ist: Rücken braun bei *P. m. motitensis*, SW-Afrika, und *P. m. cordofanicus*, Tschad bis S-Sudan; Hinterrücken braun, Oberrücken grau: *P. m. shelley*, Uganda bis SO-Sudan, Äthiopien, Somalia, *P. m. rufocinctus*, Rift-Tal, hierher auch *P. iagoensis*, Kapverden; Rücken grau bei *P. m. insularum*, Inseln: Socotra.

3. Die Ausbreitung nach Asien führte außer zu *P. ammodendri* zu *P. moabiticus*, südlich des Kaspi-Sees (Iran – Irak heute), zu *P. pyrrhonotus*, heute Iran und NW-Indien, und in Hinterindien zu *P. flaveolus* (heute Burma bis Vietnam). Bei den Männchen und Weibchen von *P. flaveolus* ist noch viel Gelb im Gefieder, während andererseits das Sperlingsmuster auf dem Mantel fehlt – eine Parallele zu *P. melanurus* in S-Afrika. Das ancestrale Gelb ist auch bei *P. moabiticus* noch vorhanden (Überaugenstreif, Bartstreif, Flanken), bei *P. pyrrhonotus* fehlt es, weshalb seine äußere Erscheinung an *P. domesticus* erinnert, die Musterbildung der Federn ist aber ärmer als bei *P. domesticus* und *P. indicus*.

4. Die Vorfahren von *P. domesticus* und *P. indicus* sind offenbar im Nilgebiet, also noch in Afrika, entstanden, weit westlich von *P. pyrrhonotus* und südwestlich von *P. moabiticus*. Von hier aus breiteten sich die Arten nach Osten aus, *P. domesticus* nördlicher als *P. indicus, P. domesticus* ferner nach Norden sowie nach Westen – bis nach Europa, wo die Art über die Iberische Halbinsel wieder nach Afrika vordrang, so daß im Nordwesten Afrikas eine andere Unterart als im Nilgebiet vorkommt.

Die Unterarten von *P. domesticus* unterscheiden sich in der Musterbildung der Federn des Kleingefieders (s. oben) und diese von *P. indicus*. Die Männchen von *P. d. biblicus* sind im Muster des Gefieders von Flanken, Brust, Scheitel und Hinterkopf fortgeschrittener als die Männchen von *P. d. domesticus* und *P. indicus*. Im Oberrücken- und Bürzelgefieder ist bei *P. d. domesticus* und *P. indicus* die Reduktion nach E bzw. F vollzogen. Im Oberrückengefieder ist bei *P. indicus* und *P. d. biblicus* das Pfeilmuster 3.3, bei *P. d. domesticus* 3.2 vorhanden usw. Analog unterscheiden sich die Gefiederpartien der Weibchen. Im Rücken- und Bürzelgefieder stimmen *P. d. domesticus* und *P. indicus* hinsichtlich der Reduktion des hellen Streifens überein, *P. d. biblicus* und *P. indicus* im Muster des Brust- und Kinngefieders. Im Vergleich zu *P. motitensis* und *P. iagoensis*, die in der Musterbildung übereinstimmen, sind hinsichtlich des Artstatus von *indicus* keine Schlüsse möglich.

Vergleich zwischen Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen
Bei den Männchen treten die Muster (in Klammern die Stufen der Reduktion des hellen Querstreifens, vergl. Abb. 3) wie folgt auf:
2.1 – *flaveolus* (C), *hispaniolensis* (F), 2.2 – *hispaniolensis* (D, F), *italiae* (F), 2.3 – *hispaniolensis* (D), *italiae* (F), 2.4 – *italiae* (E, F), 3.2 – *ammodendri* (A), *domesticus* (A, E, F), *moabiticus* (E, F), 3.3 – *ammodendri, pyrrhonotus* (A), *domesticus* (A, C, D, E, F), *motitensis, iagoensis, flaveolus* (D, F), *moabiticus* (F), *montanus* (D, F), *italiae* (D), *hispaniolensis* (E), 3.4 – *italiae* (C), 4.1 *domesticus* (A), 4.2 – *melanurus* (A), *domesticus* (C, F), *flaveolus* (F), *montanus, italiae* (A), *hispaniolensis* (D, E), 4.3 – *moabiticus, domesticus* (F), *hispaniolensis* (D), 5.1 – *motitensis, iagoensis, ammodendri, pyrrhonotus, domesticus* (F), 6.3 – *castanopterus* (F).

Von den insgesamt 12 Mustern kommen vor: nur bei Grauscheitelsperlingen 3.2, 4.1, 5.1, häufiger bei Grauscheitelsperlingen 3.3, 4.3, gleich häufig bei beiden Gruppen 2.1, 4.2, häufiger bei Braunkopfsperlingen keines, nur bei Braunkopfsperlingen 2.2, 2.3, 2.4, 3.4, 6.3.

Bei den Weibchen ist die Verteilung der Muster anders als bei den Männchen: 2.1 – *domesticus* (A), *rutilans* (C), 2.2 – *montanus*, *hispaniolensis* (F), 2.3 – *hispaniolensis* (F), 2.4 – *hispaniolensis* (F), 3.2 – *domesticus* (C), *italiae*, *hispaniolensis* (C), 3.3 – *ammodendri* (A), *moabiticus* (A, C), *melanurus* (A, E), *flaveolus* (C), *domesticus* (A, C, D, E, F), *pyrrhonotus*, *motitensis*, *iagoensis* (F), *italiae* (A, C, D), *hispaniolensis* (A, C), *montanus* (D, F), *rutilans* (E), 4.2 – *ammodendri* (D), *domesticus* (F), *montanus* (A), 4.3 – *melanurus* (A, C, E), 5.1 – *motitensis, iagoensis*, *ammodendri*, *moabiticus*, *domesticus* (F), *rutilans*, *hispaniolensis* (F), 6.2 -- *italiae*, *hispaniolensis* (F).

Von den insgesamt 10 Mustern kommen vor: nur bei Grauscheitelsperlingen 4.3, häufiger bei Grauscheitelsperlingen 3.3, 4.2, 5.1, gleich häufig 2.1, häufiger bei Braunkopfsperlingen 3.2, nur bei Braunkopfsperlingen 2.2, 2.3, 2.4, 6.2.

Männchen und Weibchen zusammengenommen – in Klammern Anzahl der Arten, M Männchen, W Weibchen – nur bei Graukopfsperlingen 4.1, häufiger bei Graukopfsperlingen 3.3, gleich häufig 2.1, häufiger bei Braunkopfsperlingen keines, nur bei Braunkopfsperlingen 2.2, 2.3, 2.4, 3.4 , 6.2, 6.3. – 3.2 kommt bei M Grauscheitelsp. (3) und W Braunkopfsp. (1) vor, 4.2 M häufiger bei Grauscheitelsp. (2 zu 1), W gleich häufig (3 zu 3), 4.3 M häufiger bei Grauscheitelsp. (3 zu 1), W nur bei Grauscheitelsp. (1), 5.1 M nur bei Grauscheitelsp. (5), W häufiger bei Grauscheitelsp. (5 zu 2).

Relevant sind demnach nur die ausschließlich bei Braunkopfsperlingen vorkommenden Muster. Es handelt sich um die Verbreiterung des dunklen Querstreifens (2.2, 2.3), der fast den gesamten apikalen Fahnenteil einnehmen kann (2.4), eine Verbreiterung beider Formen des Pfeilmusters (3.4, 6.3) und eine bestimmte Form des Pfeilmusters (6.2, 6.3). Diese Muster treten nur bei Braunkopfsperlingen – *P. montanus, P. castanopterus, P. italiae* und *P. hispaniolensis* – auf.

Ein Vergleich zwischen *P. domesticus, P. italiae, P. hispaniolensis* und *P. montanus* zeigt, daß *P. domesticus* ebenso viele Übereinstimmungen mit *P. montanus* aufweist wie mit *P. italiae* und sogar mehr mit *P.hispaniolensis* (M Männchen, W Weibchen): *montanus* M u. W: 3.3, 4.2, *italiae* W 3.2, M u. W. 3.3, M 4.2, *hispaniolensis* M 4.2, 4.3, M u. W 3,3, W 3.2. und 5.1. Diese Fakten lassen im Vergleich zu *P. montanus* keine nähere Verwandtschaft von *P. domesticus* mit *P. hispaniolensis* und *P. italiae* erkennen.

Die Stammart der Gattung *Passer* war offenbar stärker an Ränder lichter Wälder, Buschwerk und Savannen gebunden. Erst später erfolgte die Besiedlung von Wäldern, offener Grasländer und arider Gebiete. Mit dem Getreideanbau eröffnete sich für diese Sperlinge die Möglichkeit, die zeitweise gehäuft auftretenden Ressourcen zu nutzen. Die Gewöhnung an die Nähe des Menschen führte schließlich zum Brüten in der Nähe von Siedlungen und an Gebäuden sowie innerhalb von Ortschaften. Diese Fähigkeit erlangten fast alle Arten, auch die Graukopfsperlinge und selbst *P. simplex* und *P. ammodendri*.

Vergleich aller Gattungen und Gruppen

Gattung *Montifringilla*

Die Reduktion des hellen Querstreifens erfolgt bei allen 6 Arten von A über D und E bis F. Nur bei drei Arten kam es zur Ausbildung von dunklen Mustern: 3.1 und 3.3 bei *M. nivalis*, 4.2 bei *M. adamsi* und 5.1 bei *M. ruficollis*. Die Varianten 3.3 und 4.2 kommen auch bei Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen vor, 4.2. auch bei *Petronia petronia*, 5.1 bei zwei Braunkopfsperlingen. Dies weist eindeutig auf Parallelentwicklung der Reduktion und der Bildung von Mustern bei den Gattungen und Gruppen hin.

Gattung *Petronia*

Wie bei der Gattung *Montifringilla* haben die Federn des Kleingefieders bei einem Teil der Arten (4 von 6) keine dunklen Muster. Die Reduktion des hellen Querstreifens verläuft von A (3 Arten) über E zu F, bei einer Art kommen B und C, bei einer anderen nur C als Zwischenstufen hinzu. Bei diesen Arten sind auch dunkle Muster ausgebildet: 2.1 allein bei einer Art, 2.2 bei einer anderen, 2.1, 2.3, 3.2 und 4.2 bei einer weiteren.

Die Muster 2.1, 3.2 und 4.2 kommen bei Graukopf, Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen, 4.2 auch bei der Gattung *Montifringilla*, 2.2 bei Braunkopf-, 2.3 bei Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen vor, und zwar immer nur bei wenigen Arten.: 2.1 – *Passer diffusus*, *P. flaveolus, P. italiae, P. hispaniolensis,* 2.2 *P. italiae, P. hispaniolensis, 2.3 P. melanurus, P. italiae, P. hispaniolensis,* 3.2 – *P. griseus, P. gongoensis, P. moabiticus, P. domesticus, P. italiae,* 4.2 – *Montifringilla adamsi, Passer griseus, P. gongoensis, P. melanurus, P. motitensis, P. hispaniolensis.*

Auch diese Verhältnisse belegen Parallelismus sowohl in der Reduktion des hellen Querstreifens als auch in der Ausprägung bestimmter dunkler Muster (Querstreifen und Pfeilmuster).

Gattung *Passer*

Die Weibchen der Graukopfsperlinge haben die gleichen Federmuster wie die Männchen. Dies kommt bei den Grauscheitel- und Braunkopfsperlingen nicht vor, aber bei der Gattung *Montifringilla* und z.T. bei der Gattung *Petronia.*

Vergleich der drei Gruppen – GK Graukopfsp., GS Grauscheitelsp., B Braunkopfsperling: 2.1 – GK *diffusus*, GS *flaveolus,* B *italiae, hispaniolensis*, 3.2 – GK *gongoensis, griseus*, GS *domesticus, moabiticus*, B *montanus, italiae, hispaniolensis,* 3.3 – GK *gongoensis, swainsoni*, GS *ammodendri, pyrrhonotus, flaveolus, moabiticus, domesticus,* B *montanus, rutilans, italiae, hispaniolensis,* 4.1. GK *griseus, swainsoni*, 4.2 – GK *griseus, swainsoni, gongoensis*, GS *melanurus, motitensis, iagoensis*, B *italiae, hispaniolensis*.

Auch hier wieder deuten die Befunde auf Parallelismus hin, zugleich evtl. auch darauf, daß die Graukopfsperlinge den Grauscheitelsperlingen etwas näher stehen als den Braunkopfsperlingen. Somit ergeben sich zwei Varianten der Ableitung der Graukopfsperlinge: 1. vor der Spaltung einer Gruppe der Gattung *Passer* in Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge oder 2. nach der Trennung des Zweiges, aus dem die Braunkopfsperlinge hervorgingen, und bevor das Kopfmuster bei den Graukopfsperlingen reduziert (und bei den Grauscheitelsperlingen verstärkt) wurde.

Die Größe der Sperlinge

Übereinstimmungen und parallele Entwicklungstendenzen der Gattungen und Gruppen gibt es auch hinsichtlich der Größe der Vögel (gemessen an der Flügellänge, ohne Berücksichtigung der Flügelform) und der Proportionen (nach dem Flügel-Schwanz-Index: Schwanzlänge in % der Flügellänge. Längenmaße nach Summers-Smith 1988).

Die Flügellänge reicht bei den Passeridae von 57 mm (*P. euchloris, P. iagoensis, P. moabiticus*) bis 121 mm (*M. nivalis*). Die Einteilung in Größenklassen läßt Entwicklungstendenzen erkennen: Kategorie 1 sehr klein: 55–60 mm, Kat. 2 klein: 60–70, Kat. 3 mittelgroß 70–80, Kat. 4 mittelgroß 80–90, Kat. 5 groß 90–100, Kat. 6 groß 100–110, Kat. 7 sehr groß 110–120 (121) mm. Die Spanne der individuellen Variation beträgt in der Regel 10 mm, bei *M. nivalis* und *P. domesticus* (Europa) jedoch 20 mm. Die Sperlinge sind relativ kurz- bis langschwänzig: Die Schwanzlänge beträgt 50–90% der Flügellänge.

Gattung *Montifringilla*

Die Arten sind mittelgroß (mit Tendenz nach groß) bis sehr groß (Fl. 85–121 mm), die Schwanzlänge erreicht in der Regel ca. 60% der Flügellänge, wobei die niedrigsten Werte offenbar den ancestralen am nächsten kommen.

- mittelgroß, Kat. 4: *M. davidiana*, Schwanz kurz, ca. 50–60% der Flügellänge
- mittelgroß bis groß, Kat. 4 + 5: *M. theresae*, Schw. relativ kurz, ca. 60% der Flügellänge
- groß, Kat. 5: *M. blanfordi, M. ruficollis*, Schwanzlänge ca. 60% der Flügellänge
- groß, Kat. 6: *M. taczanowskii*, Schwanzlänge ca. 60% der Flügellänge
- sehr groß, Kat. 6 + 7: *M. nivalis, M. adamsi*, Schwanzlänge 60–70% der Flügellänge.

Die Proportionen verändern sich leicht mit der Größenzunahme: Die Flügel werden relativ kürzer bzw. der Schwanz wird relativ länger.

Gattung *Petronia*

Die Arten dieser Gattung sind mittelgroß bis sehr groß, Flügellänge 71–102 mm, der Schwanz ist relativ kurz, seine Länge erreicht 50–60% der Flügellänge.

- mittelgroß, Kat. 3 + 4: *P. dentata, P. xanthocollis*, Fl.-Schw.-Index 0,5–0,6
- mittelgroß bis groß, Kat. 4 + 5: *P. pyrgita, P. superciliaris,* Index 0,6
- groß bis sehr groß, Kat. 5 + 6: *P. brachydactyla, P. petronia*, Index 0,5–0,6.

Bei dieser Gattung ändern sich die Proportionen nicht mit der Größenzunahme.

Gattung *Passer*

Graukopfsperlinge

Die Graukopfsperlinge sind mittelgroß bis groß (Flügellänge 79–102 mm), der Schwanz ist mit 70–80% der Flügellänge relativ lang.

- mittelgroß, Kat. 4: *P. diffusus, P. suahelicus* Index 0,7; *P. swainsoni* 0,8
- groß, Kat. 5: *P. gongoensis* Index 0,7.

Braunkopfsperlinge

Zu dieser Gruppe gehören sehr kleine bis mittelgroße Arten (Fl.l. 57–82 mm), sie sind kurz- bis relativ langschwänzig (Schw.l. ca. 60–80% der Fl.l.):

- sehr klein bis klein, Kat. 1 + 2: *P. euchlorus*, Index 0,6
- klein, Kat. 2: *P. luteus, P. eminibey*, Index 0,6–0,7
- klein bis mittelgroß, Kat. 2 + 3: *P. castanopterus* (Ssp. unterschiedlich groß), *P. rutilans, P. montanus*, Index 0,6 (bis 0,7)
- mittelgroß, Kat. 3: *P. simplex*, Index 0,8 (bis 0,9)
- mittelgroß, Kat. 3 (+ 4): *P. italiae, P. hispaniolensis*, Index 0,7.

Die Sperlinge dieser Gruppe haben z.T. recht ancestrale Proportionen (Index 0,6), z.T. zeigt sich die Tendenz zu einer Proportionsverschiebung, der Schwanz wird relativ länger bzw. die Flügel werden relativ kürzer – auch bei kleineren Formen (Index bis 0,7).

Grauscheitelsperlinge

Auch zu dieser Gruppe gehören sehr kleine bis mittelgroße Arten (Fl.l. 57–89 mm). Sie sind relativ langschwänzig: Schwanzlänge 70–90% der Flügellänge.

- sehr klein bis klein, Kat. 1 + 2: *P. iagoensis,* Index 0,9; *P. moabiticus*, Index 0,8–0,9
- klein, Kat. 2: *P. pyrrhonotus*, Index 0,8
- mittelgroß, Kat. 3: *P. flaveolus*, Index 0,9, *P. ammodendri*, Index 0,8
- mittelgroß, Kat. 4 + 4: *P. motitensis* (Ssp. verschieden), Index 0,7–0,8, *P. melanurus*, Index 0,8, *Passer domesticus,* Index 0,7.

Der Flügel-Schwanz-Index ist z.T. recht hoch, vor allem bei den kleinen und kleineren mittelgroßen Arten. Die Proportionsverschiebung zu einer relativen Langschwänzigkeit ist bei dieser Gruppe noch deutlicher als bei den Graukopfsperlingen.

Parallelismus

Die Abwandlung des Federmusters der Sperlinge belegt einen mehrfachen Parallelismus:

- Reduktion des hellen Querstreifens (A bis F) über verschiedene Zwischenstufen (B, C, D und E)
- Ein dunkler Querstreifen kann bereits bei A hinzutreten und bis E vorhanden sein.
- Ein Schaftstrich kann von A bis D ausgebildet sein.
- Ein Pfeilmuster kann auf allen Stufen schwach bis kräftig und auch verbreitert vorkommen.
- Das Federmuster der Weibchen zeigt mitunter eine von derjenigen der Männchen abweichende Entwicklung.
- Bei den Männchen kann der Weg der Abwandlung stark verkürzt sein (z.B. *P. rutilans*: das Männchen hat A1 und F1, das Weibchen weitere 5 Varianten) im Unterschied zu einem ancestralen Zustand (z.B. *P. simplex, P. luteus*).

Parallelismus tritt auch beim Kopfmuster auf:

- seine völlige Reduktion bei einem Teil der Arten der Gattungen *Montifringilla* und *Petronia*, bei der Gattung *Passer* bei den Männchen von *P. luteus, P. euchlorus, P. eminibey,* bei den Männchen und Weibchen der Graukopfsperlinge.
- starke bis völlige Reduktion des Superciliarstreifs – und zwar 1. bei Reduktion des Kopfmusters und 2. bei den Braunkopfsperlingen ohne diese Reduktion.
- Hervortreten des Superciliarstreifs und anderer Kopfmuster bei einem Teil der Arten der Gattungen *Montifringilla* und *Petronia*, bei den Weibchen der Braunkopfsperlinge sowie den Weibchen und Männchen der Grauscheitelsperlinge der Gattung *Passer*.

Parallelismus gibt es ferner im Wandel der Färbung bestimmter Gefiederpartien:

- Der Wandel der Färbung der Federfahne ist unabhängig vom Wandel des Federmusters (am deutlichsten: Rücken- und Bürzelgefieder von *P. motitensis*).

- Wegfallen oder auch Verstärken der gelben Gefiederfarbe.
- Aufhellen der Wangen von grau bis leuchtend weiß.
- Reduktion des Sperlingsmusters auf dem Mantel.

Infolge der Vielzahl von Parallelentwicklungen der Färbung, des Kopfmusters und des Musters der Federn des Kleingefieders ist das Erkennen des ancestralen Zustandes schwierig.

Stets sind plesiomorphe und apomorphe Gefiederfärbungen sowie Kopf- und Federmuster kombiniert. Eben deshalb muß man versuchen, die prinzipiellen evolutiven Wandlungen der Farben und Strukturen jeweils gesondert herauszufinden und nach dieser Analyse die Entwicklungswege der Vögel zu rekonstruieren. Die – wie in vorliegendem Beitrag – so begründete phylogenetischen Beziehungen der Gattungen, Gruppierungen innerhalb der Gattungen und der Arten ist mit anderen Methoden zu prüfen – und zwar ebenfalls stets unter Berücksichtigung sowohl des möglichen Parallelismus, als auch der individuellen Variabilität.

Diskussion

Die Analyse des Kopfmusters und des Musters der Federn des Kleingefieders der Sperlinge, Passeridae, führte zu Ergebnissen, die von bisherigen Vorstellungen abweichen. Letztere sind von Summers-Smith (1988) kritisch zu einer Synthese verarbeitet. Auf diese Synthese stütze ich mich bei der Diskussion der Ergebnisse.

1. Summers-Smith betont u.a., daß phylogenetische Beziehungen und Konvergenz schwer zu erkennen sind. Dies kommt nicht nur im Vergleich der Gattungen zum Ausdruck, sondern auch innerhalb der Gattungen, weshalb es unterschiedliche Klassifikationen gibt (Summers-Smith, Kap. 19). Wie die Analyse der Kopf- und Federmuster zeigt, fördert jeder Versuch, ancestrale/plesiomorphe und abgewandelte/apomorphe Merkmale zu unterscheiden, eine Vielzahl an Parallelentwicklungen zutage. Aus ihnen sind als Voraussetzung für die Rekonstruktion der evolutiven Wandlungen und damit der Phylogenese die ancestralen Muster und Varianten zu erschließen. Es ist leicht erkennbar, daß numerische Methoden diese wichtigen Zusammenhänge verschleiern und sich deswegen für derartige Studien nicht eignen.

Das Erkennen paralleler, bei den einzelnen Gattungen oder Artengruppen gleichartig verlaufender Prozesse (wie z.B. einerseits Reduktion und anderseits gleichzeitig stärkere Ausprägung von Strukturen oder Mustern), das Erkennen von konvergenten Entwicklungsvorgängen, die die Endergebnisse äußerlich kaum oder nicht mehr unterscheiden lassen, beeinflußt in hohem Maße die Schlußfolgerungen für die Gruppierung der Arten und höheren Taxa nach phylogenetischen Gesichtspunkten.

Im Muster des Kopfes und der Federn des Kleingefieders gibt es eine große Vielfalt hinsichtlich Beibehalten, Verstärken oder Reduzieren ancestraler Ausprägungen sowie das Hinzutreten von Neuem. Beim Kopfmuster betrifft das in erster Linie den Superciliarstreif sowie Kehlstreif und Latz im Zusammenhang mit der Reduktion oder Verstärkung der Kontrastierung, aber auch weitere äußerlich sichtbare Gefiederpartien:

- Verstärken der optischen Wirkung des Superciliarstreifs – Gattung *Montifringilla* keine Art, Gattung *Petronia: dentata, petronia, superciliaris*, Gattung *Passer:* Männchen der Grauscheitelsperlinge.
- Verstärkung des Augenstreifs in Verbindung mit der Kontrastierung des oberen und hinteren Wangenbereichs – Gattung *Montifringilla: ruficollis, blanfordi, taczanowskii,* Gattung *Petronia: petronia, superciliaris,* Gattung *Passer:* Grauscheitelsperlinge – Männchen von *ammodendri, domesticus,* Männchen und Weibchen von *motitensis, iagoensis*, Weibchen von *pyrrhonotus, moabiticus,* Braunkopfsperlinge Männchen von *italiae, hispaniolensis*, Weibchen von *rutilans.*

– Reduktion des Überaugenstreifs bis hin zur einheitlichen Kopffärbung – Gattung *Montifringilla: nivalis, adamsi,* Gattung *Petronia: pyrgita,* Gattung Passer, Graukopfsperlinge: alle Arten, Braunkopfsperlinge: Männchen, alle Arten, wobei bei *P. italiae* und *P. hispaniolensis* der hier weiße Superciliarstreif individuell verschieden stark ausgeprägt ist (vergl. Stephan 1984, 1986).

Hinsichtlich der Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge gibt es zwei Möglichkeiten der Interpretation: a) die Anerkennung zweier Sperlingsgruppen und jeweils eines einmaligen Prozesses der Reduktion des Superciliarstreifs bei Herausbildung der Gruppe der Braunkopfsperlinge einerseits und der Verstärkung des Superciliarstreifs bei Herausbildung der Gruppe der Grauscheitelsperlinge andererseits und b) Zusammenfassung zu einer Gruppe und Mischung der Arten der Braunkopf- und Grauscheitelsperlinge ohne oder zusammen mit den Graukopfsperlingen bei Anerkennung des mehrfachen Wegfallens rsp. Verstärkens des Überaugenstreifs. Ich halte die erste Variante für die richtige. Sie hat Konsequenzen für die Gruppierung und Anordnung der Arten in den Listen und hinsichtlich der Lösung der Probleme um *P. domesticus, P. italiae* und *P. hispaniolensis* (Stephan 1986, 1999).

2. Ich folge der Auffassung, die Sperlinge (Gattungen *Montifringilla, Petronia, Passer*) als Familie Passeridae zu führen (Diskussion s. Summers-Smith, Kap. 19). Durch die Berücksichtigung phylogenetischer Gesichtspunkte weiche ich jedoch in der Anordnung der Gattungen und Arten von den bisherigen Vorstellungen ab. Ich beginne mit den Schneefinken, Gattung *Montifringilla*, da sich diese Linie zuerst von der Wurzel der Sperlinge abgezweigt haben muß. Die zweite Entwicklungslinie führte zu den Steinsperlingen, Gattung *Petronia*. Die dritte Linie, deren rezente Arten die Gattung *Passer* bilden, verzweigte sich stärker als die beiden anderen Gruppen.

– Gattung *Montifringilla*. Die Schneefinken sind an die Existenz in hohen Gebirgslagen und unter extremen Bedingungen angepaßte Sperlinge. Bisherige Anordnung (vergl. Clement 1994): *M. nivalis, adamsi, taczanowskii, davidiana, ruficollis, blanfordi, theresae.* Neue Anordnung: *M. theresae, blanfordi, davidiana, ruficollis, taczanowskii, adamsi, nivalis.*

Interessanterweise ergibt sich eine nahezu vollständige Umkehr der Reihenfolge – außer *M. davidiana* und *M. ruficollis*, da die Analyse des Musters der Federn des Kleingefieders eine enge Verwandtschaft von *M. ruficollis* und *M. taczanowskii* nahelegt. *M. adamsi* und *M. nivalis* sind näher miteinander verwandt als mit *M. davidiana* und *M. blanfordi* (Gebauer et al. 1999).

– Gattung *Petronia*. Die Steinsperlinge sind spezialisierte Sperlinge, die gewöhnlich in trockenen, stärker ariden Abschnitten von Halbwüsten mit Buschwerk, anstehendem Fels, Schluchten und Wadis leben. Bisherige Anordnung (vergl. Clement 1994): *P. brachydactyla, xanthocollis, pyrgita, petronia, superciliaris, dentata.* Neue Anordnung: *P. dentata, xanthocollis, petronia, brachydactyla, pyrgita, superciliaris.*

Die Arten, die der Stammart noch am ähnlichsten geblieben sind, sind *P. dentata* (Afrika) – bisher am Schluß der Liste, jetzt am Anfang – und *P. xanthocollis* (Indien), in beiden Listen an zweiter Stelle. *P. petronia* und *P. superciliaris* stehen nun weiter auseinander. Ihr auffallendes Kopfmuster ist eine Parallelentwicklung und kein Zeichen phylogenetischer Nähe. Offenbar sind *P. petronia* und *P. brachydactyla* nahe verwandte Arten, was in der bisherigen Anordnung nicht zum Ausdruck kommt.

– Gattung *Passer*. Die Graukopfsperlinge stehen bei Clement (1994) zwischen *P. melanurus* und *P. simplex*, bei Summers-Smith (1988) am Anfang. Die Anordung der Arten dieser Gruppe stimmt bei beiden Autoren überein. Ich stelle die Sperlinge dieser Gruppe ebenfalls an den Anfang, weil sie sich von den anderen Arten der Gattung deutlich unterscheiden.

Bisherige Anordnung: *P. griseus, swainsoni, gongoensis, suahelicus, diffusus.* Neue Anordnung *P. suahelicus, diffusus, griseus, swainsoni, gongoensis.* Alle Arten sind untereinander eng verwandt, von Summers-Smith als Supergenus */griseus/* geführt, weshalb *P. griseus* wohl auch den Anfang macht. Die neue Anordnung ergibt sich aus der Zunahme des dunklen Federmusters.

Die Goldsperlinge, die Summers-Smith (1988) und Clement (1994) den übrigen Arten der Gattung *Passer* folgen lassen, bilden nach Summers-Smith das Subgenus *Auripasser* und eine Superspecies */auripasser/*, und *luteus* und *euchlorus* sind Semispecies von *luteus.* Wie Clement fasse ich beide Formen als Arten auf. Sie sind eng miteinander verwandt und wie *P. simplex* Vertreter der Basisgruppe der Braunkopfsperlinge. *P. eminibey* hat ein ähnliches Federmuster wie *P. castanopterus, P. rutilans* und *P. montanus.* Es könnte sich allerdings auch um Parallelismus zwischen den Goldsperlingen – falls *P. eminibey* zu ihnen gerechnet wird – und den Braunkopfsperlingen handeln.

Die Braunkopfsperlinge sind nach dem Kopfmuster der Männchen von den Graukopfsperlingen zu unterscheiden (s. oben). Summers-Smith stellt nicht nur *P. hispaniolensis*, sondern auch *P. simplex* und *P. castanopterus* mit *P. domesticus* und *P. predomesticus* zur Superspecies */domesticus/*, wobei *P. italiae* als Unterart von *P. hispaniolensis* eingestuft ist. Er hält an der Vorstellung fest, *P. italiae* sei aus der Hybridisation von *P. domesticus* und *P. hispaniolensis* hervorgegangen. *P. domesticus* ist aber ein Grauscheitelsperling. Die gesamte Problematik der mediterranen Sperlinge *P. domesticus, P.italiae, P. hispaniolensis* ist einer erneuten Analyse zu unterziehen (Stephan 1999).

P. castanopterus stellt Summers-Smith zu dieser Gruppe aufgrund von Verhaltensweisen und Hybridisation. Dagegen kann eingewendet werden, daß das Verhalten vieler Sperlingsarten Übereinstimmungen zeigt und andere Arten ebenfalls hybridisieren (u.a. *P. domesticus* und *P. montanus*), so daß Grauscheitel- und Braunkopfsperlinge durchaus Nachkommen zusammen haben können, ohne deshalb so eng miteinander verwandt sein zu müssen.

Nach dem Federmuster ist *P. simplex* ein Vertreter der Basisgruppe der Braunkopfsperlinge. Sowohl der Vorstellung, *P. rutilans* und *P. castanopterus* würden zu einer Art gehören, als auch der Auffassung, *P. rutilans* gehöre in die Superspecies */domesticus/* kann ich mich nicht anschließen.

Die Grauscheitelsperlinge sind eine von drei Gruppen der Gattung. Clement beginnt die Artenliste der Gattung mit *P. ammodendri*, Summers-Smith führt diese Art ziemlich am Schluß auf. Kopfmuster und Federmuster deuten darauf hin, daß die Art kein Vertreter der Basisgruppe ist. Relativ ancestral geblieben sind *P. motitensis* und *P. iagoensis,* die nach Summers-Smith die Superspecies */iagoensis/* bilden. Beide Arten unterscheiden sich nach Größe und Verhalten.

P. melanurus führt Summers-Smith gleich nach *P. motitensis* und betont, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen von *P. melanurus* noch unklar seien. Nun aber kann nach dem Kopf- und auch dem Federmuster auf eine phylogenetische Nähe zu *P. motitensis, P. iagoensis* geschlossen werden.

P. moabiticus, P. pyrrhonotus und *P. flaveolus* sind bei Summers-Smith nacheinander aufgeführt, in der Liste von Clement nur *P. flaveolus* und *P. moabiticus.* – *P. pyrrhonotus* hat ein relativ ancestrales Federmuster, *P. moabiticus* trotz seines ancestralen Kopfmusters nicht mehr.

P. domesticus besteht nach Summers-Smith aus der *domesticus*-Gruppe und der *indicus*-Gruppe. Zur Superspecies */domesticus/* sind drei Braunkopfsperlinge gestellt, außer *P. predomesticus* aber keine weiteren Grauscheitelsperlinge. Dem kann ich nicht folgen. Außerdem neige ich dazu, *P. indicus* als Art zu führen (Stephan 1984).

Zur neuen Anordnung der Arten s. Abschnitte Radiation der Braunkopfsperlinge und Radiation der Grauscheitelsperlinge.

3. Nach dem biologischen Artkonzept ist Sympatrie ohne oder mit nur geringer Hybridisation ein wichtiges Kriterium der Artabgrenzung. Summers-Smith analysiert die Unterschiede sympatrischer Arten der Gattung *Passer* hinsichtlich Habitatwahl, Nahrungspräferenzen und Verhalten und sucht Unterschiede, die Konkurrenz zwischen den Arten zu reduzieren. Die Überlappungsgebiete sind kartiert. Diese Übersicht ist eine gute Basis für weitere Studien. Wichtig wäre, Veränderungen zu erkennen und diese Vorgänge zu dokumentieren wie z.B. Habitatwechsel oder die weitere Ausdehnung von Arealen. Zu prüfen bleibt generell, ob Konkurrenz tatsächlich ein so wichtiger Faktor ist. Ausbreitungsschranken existieren unabhängig von Konkurrenz, d.h. die Annahme oder ein vorschnelles Postulieren von Konkurrenz verhindert das Aufdecken der wahren Ursachen.

Nach dem Erreichen des Artstatus kamen / kommen Graukopfsperlinge in Kontakt (Klimawechsel, Umweltveränderungen – insbesondere durch den Menschen – und Einbürgerungen werden weitere Arten in Kontakt bringen – Summers-Smith). Das Studium der ökologischen, ethologischen und interspezifischen Vorgänge, ihre genaue Dokumentation und Analyse wären äußerst wertvoll. Einerseits sind die Sperlinge wie alle anderen Arten phylogenetisch „festgelegt“: als körnerfressende Oscines, die ihre Jungen mit Insekten füttern, auf bestimmte Bereiche der Körpergröße, der Proportionen, des Baus des Schnabels, auf bestimmte Verhaltensweisen (Art der Nahrungssuche, Art der Balz und Paarbindung usw). Zu diesem Festgelegtsein gehört ihre Anpassungsfähigkeit z.B. hinsichtlich der Nutzung von zeitlich begrenzt anfallenden Ressourcen. Ihr Schnabel ist zur Nutzung mittelgroßer Samen von Gräsern und kleineren Stauden geeignet mit der Tendenz, die größeren Samen der Vorläufer der Kulturgräser und später die Körner der Getreidearten und -sorten einzubeziehen. Der Anschluß an den Ackerbau des Menschen, an den Menschen und dessen Haustiere (Fütterung) und Gebäude bietet ihnen geeignete Ressourcen (Summers-Smith p. 125).

Die Anpassungsfähigkeit der Sperlinge zeigt u.a. auch die Vielfalt der Neststandorte. Wenn 13 von 20 Arten der Gattung *Passer* Höhlen an Gebäuden zu nutzen verstehen, so haben sie auch die Voraussetzung zur Verstädterung sowie – bei Bewässerung der Kulturen in trockenen Gebieten – zur Existenz in Oasen. Summers-Smith (Kap. 17) hat viele Details zusammengestellt. Bei Sympatrie von Sperlingsarten ist nicht so sehr die Konkurrenz (die oft eher postuliert als nachgewiesen ist) von Interesse als vielmehr eine Konvergenz bzw. ein Parallelismus in Ökologie, Ethologie, Morphologie und Physiologie. Ob als Zug- oder Standvogel – die Nutzung gleicher Ressourcen setzt geradezu Übereinstimmungen in ihrer Ökologie und ihrem Verhalten voraus (*P. domesticus, P. indicus; P. hispaniolensis, P. italiae*).

Sperlinge sind ursprünglich Vögel der Grasland-Savanne, die auf Bäumen in freistehenden Nestern brüten und ihre Nahrung am Boden und auf niedrigen Pflanzen (Gräsern, Stauden) suchen (Körner, Insekten für die Jungen), kleinere und mehr oder weniger lockere Brutkolonien bilden und außerhalb der Brutzeit in goßen Schwärmen umherstreifen. Von hier aus war der Anschluß an den Menschen und seinen Getreideanbau sowie die Nutzung der Unkrautsamen in den Monokulturen und ihr Brüten an Gebäuden wie auch das Brüten in großen Kolonien (z.B. der Zugvögel) oder das Nomadisieren (*P. luteus, P. euchlorus, P.eminibey, P. hispaniolensis*) möglich. Modifikationen, sich andeutende Wandlungen, Trends bestimmter ökologischer, ethologischer u.a. Aspekte der Existenz der Arten über Jahre hinweg zu verfolgen, sind lohnende Forschungsziele. Auch der Sympatrie der *Montifringilla*-Arten sollten sich spezielle Studien widmen.

4. Abstammung und Evolution. Mit diesem Thema befaßt sich Summers-Smith in Kap. 18 seiner Monographie. Er betont das Spekulative und verweist zugleich auf eine Reihe von Anhaltspunkten. Einige Unterschiede unserer Sicht möchte ich aufzeigen, vor allem um weitere Studien zur Klärung offener Probleme anzuregen.

– Summers-Smith meint, die Sperlinge seien ancestral nicht sexualdimorph, sondern “monomorphic, or at best sesquimorphic” (p. 176) gewesen. Er benutzt das Wort „primitiv“, was ich in diesem Zusammenhang wegen der falschen Assoziationen vermeide. Ich gehe davon aus, daß die Sperlinge von Anfang an dimorph waren (s. Abschnitt Kopfmuster) – wie die meisten rezenten Arten der Passeridae und verwandter Taxa.

– Afrika halte ich zwar ebenfalls für das Entstehungsgebiet der Sperlinge, meine aber, daß dies keine Sache der Anzahl der Arten ist; auch die große Divergenz der Arten in Afrika könnte sekundär sein.

– Ob das Brüten in den Kronen von Palmen und in Horsten von Reihern und Greifvögeln als Brüten in Höhlen gewertet werden kann (Summers-Smith p. 277) oder nicht eher dem Nisten in dichtem Gezweig, also eher einem Offenbrüten entspricht, ist sekundär gegenüber der Fähigkeit vieler Arten, in Spalten und Höhlen zu brüten. So nutzen die Arten der Gattung *Montifringilla* von Säugetieren gegrabene Erdhöhlen. Für die Gattung *Passer* sollte das Brüten in Baumhöhlen und das Brüten an Steilhängen oder/und an Gebäuden unterschieden werden. Aus meinen Untersuchungen ergibt sich eine andere Anordnung der Arten bei gleicher Tendenz (Parallismus). Es brüten von den

– Graukopfsperlingen nur frei *P. gongoensis*, frei und in Höhlen *P. griseus, P. swainsoni*, nur in Höhlen *P. diffusus, P. suahelicus,*

– Braunkopfsperlingen nur frei *P. luteus, P. euchlorus, P. eminibey, P. hispaniolensis,* frei und in Höhlen *P. simplex, P. castanopterus*, nur in Höhlen *P. montanus, P. italiae,*

– Grauscheitelsperlingen nur frei *P. moabiticus*, mehr frei als in Höhlen *P. motitensis, P. melanurus, P. flaveolus, P. pyrrhonotus,* mehr in Höhlen als frei *P. iagoensis, P. domesticus*, nur in Höhlen *P. ammodendri.*

Wie die Aufstellung zeigt, ist das Frei- und/oder Höhlenbrüten unabhängig von den verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten und nicht mit morphologischen Veränderungen gekoppelt. Auch hier zeigen sich Parallelentwicklungen in der Verwirklichung von Potenzen.

– Summers-Smith meint, daß *P. hispaniolensis* in Nordafrika unter humiden klimatischen Bedingungen entstand und *P. domesticus* im Euphrat-Tigris-Gebiet und dann in Europa unter trockenen klimatischen Bedingungen existierte, daß beide Arten während ihrer Ausbreitung, die er sich als Ausbreitungsströme vorstellt, in Italien zusammentrafen. Wie Summers-Smith bin ich der Ansicht, daß *P. hispaniolensis* in Nordafrika entstand, allerdings im Westen N-Afrikas, *P. domesticus* evtl. im Nilgebiet und zwischen beiden – ebenfalls in Nordafrika, etwa im Gebiet des heutigen Algerien, *P. italiae*. Auch möchte ich die Entstehung von *P. domesticus* und *P. indicus* nicht so stark an den Menschen binden. Diese Nähe ist sekundär.

P. domesticus und *P. indicus* weisen in ihrem Erscheinungsbild mit *P. pyrrhonotus* große Übereinstimmungen auf (außer Hinterrückengefieder, s. aber die Unterschiede zwischen den Unterarten von *P. motitensis*), nicht jedoch im Muster der Federn des Kleingefieders. Das dunkle Braun des Oberkopfes von *P. italiae* und *P. hispaniolensis* und des verlängerten Überaugenstreifs von *P. pyrrhonotus, P. indicus* und *P. domesticus* sind Parallelen zwischen Braunkopf- und Grauscheitelsperlingen. Der Klin zwischen *P. italiae* und *P. hispaniolensis*, falls es ihn wirklich gibt, könnte dann wie folgt interpretiert werden. Aus einem gemeinsamen Vorfahren gingen zwei Arten hervor - im NW Afrikas *P. hispaniolensis* – mit dunkler Flankenfleckung, breiterem Brustlatz usw. und vor allem mit einem veränderten Brutverhalten im Zusammenhang mit dem Zugverhalten bzw. Nomadisieren zur Nutzung kurzzeitig reichlich vorhandener Ressourcen in begrenzten Gebieten. Im mittleren Abschnitt Nordafrikas entstand *P. italiae*. Die Art blieb Standvogel, zog sich a) in die Oasen zurück – wo das Gefieder etwas blasser wurde – und breitete sich b) nach Italien und dort bis zu den Alpen aus, wo gegenwärtig die geographisch-ökologische Grenze allmählich überwunden zu werden scheint.

P. domesticus spaltete sich offenbar erst nach seiner Ausbreitung, die aber immer noch nicht abgeschlossen ist (u.a. in Nordafrika und in Kasachstan), in mehrere Unterarten auf. *P. indicus* breitete sich möglicherweise von Indien bis ins Nilgebiet aus, in Mittelasien als Zugvogel bis ca. 45° n. Br. Im Südosten des Kaspigebietes und in Mittelasien gibt es je ein Überlappungsgebiet beider Arten (Karte: Summers-Smith p. 128).

– Summers-Smith favorisiert die Deltagebiete großer Flüsse als Entstehungsgebiete der einzelnen Arten. Während dieser Entstehungsperioden müßten die Bedingungen im Jangtse- und im Mekong-Delta relativ übereingestimmt haben: Der Braunkopfsperling *P. rutilans* und der Grauscheitelsperling *P. flaveolus* sind die beiden ostasiatischen Arten mit noch viel Gelb im Gefieder. Im Indus-Delta, wo nach Summers-Smith der Grauscheitelsperling *P. pyrrhonotus* entstand, müßten etwa zur gleichen Zeit andere Bedingungen geherrscht haben und denen im Nilgebiet und benachbarten Gebieten Asiens sehr ähnlich gewesen sein, wo die Grauscheitelsperlinge *P. domesticus, P. indicus* und *P. moabiticus* ihre Entstehungsgebiete hatten. In Ostasien ist nach Summers-Smith auch der Braunkopfsperling *P. montanus* entstanden, nördlich des Entstehungsgebietes von *P. rutilans*, mit der die Art enger verwandt zu sein scheint, und hat sich von dort über weite Teile Asiens und Europas ausgebreitet. Ich halte für diese Art als Entstehungsgebiet auch das nördliche Kaukasus-Gebiet für möglich.

Von den zwei weiteren Arten mit dem ancestralen Gelb im Gefieder sind der Braunkopfsperling *P. castanopterus* in Afrika und der Grauscheitelsperling *P. moabiticus* im Euphrat-Tigris-Gebiet entstanden.

Für *P. simplex* ergeben sich große Unterschiede unserer Ansichten. Nach Summers-Smith ist die Art aus einer in Halbwüsten verbreiteten Population von

P. domesticus hervorgegangen und war vom Mittleren Osten bis SO-Asien verbreitet. Vor ca. 5000 Jahren drang sie bis nach Afrika vor, als das Gebiet der heutigen Sahara arid wurde. Demgegenüber sei auf folgende Aspekte verwiesen. 1. *P. simplex* ist kein Grauscheitel-, sondern ein Braunkopfsperling (Summers-Smith unterscheidet diese zwei Gruppen nicht; s. oben, Diskussion Pkt. 2). 2. Das Muster der Federn des Kleingefieders ist bei *P. simplex* primär einfach, ancestral, nicht jedoch bei *P. domesticus*. 3. Das Gefieder der afrikanischen Unterart von *P. simplex* hat noch die ancestrale bräunlich-gelbe Färbung, so daß ich davon ausgehe, daß sich der Vorfahr von *P. simplex* sehr früh vom Stamm der Braunkopfsperlinge abgespalten hat und noch in Afrika zur Wüstenform wurde und als solche bis Mittelasien vordrang, wo heute eine Unterart mit viel hellerem Gefieder lebt.

P. ammodendri ist nach Summers-Smith (p. 288) die nach der Gefiederfärbung am meisten distinkte Art. Dieser Meinung bin ich nicht, denn der Saxaulsperling, bei dem das Grau zu Schwarz dunkelte, ist ein typischer Grauscheitelsperling. Die Musterbildung ist relativ fortgeschritten, so daß die Art nicht auf eine Stammart der Grauscheitelsperlinge hindeutet, sondern relativ spät zur Wüstenform wurde. Sie kommt in einem kleinen Gebiet östlich des Kaspi-Sees sympatrisch mit der Wüstenform der Braunkopfsperlinge, *P. simplex*, vor.

P. luteus und *P. euchlorus* sind sicher nahe miteinander verwandt. Summers-Smith (p 290) postuliert einen direkten Übergang von *P. euchlorus* zu *P. luteus* und weiter zu *P. eminibey*, also von Gelb zu Gelb mit braunem Rücken zu Braun. Gestützt wurde diese Vorstellung durch die Verbreitung der drei Arten. (Diese Lesrichtung kann auch umgekehrt werden: von *luteus* zu *euchlorus*). Im W-Sudan gibt es heute eine schmale Überlappungszone (Karten: Summers-Smith p. 50 u. 63). Nach meinen Untersuchungen gehören diese drei Arten zur Gruppe der Braunkopfsperlinge, *P. luteus* und *P. euchlorus* als nahe verwandte Arten mit ancestralem gelben Gefieder sowie ancestralem Federmuster, während *P. eminibey* kein Gelb mehr im Gefieder aufweist (vergl. auch die Weibchen) und auch das Muster der Federn anders ist. Zu berücksichtigen ist auch, daß *P. eminibey* im Balzverhalten nicht nur mit *P. luteus* und *P. euchlorus* übereinstimmt, sondern auch mit *P. moabiticus*, einem Grauscheitelsperling, der ebenfalls das Flaggen zeigt.

Danksagung

Frau V. Heinrich, Berlin, danke ich für ihre Hilfe bei der Anfertigung der Abbildungen, Herrn Dr. J. Dunlop, Berlin, für die Durchsicht von Abstract und Summary, den Herren A. Gebauer, Görlitz und Dr. M. Kaiser, Berlin, für die Zusendung ihrer Arbeiten sowie den Herren Dr. W. Baumgart, Berlin, S. Eck, Dresden, Dr. J. Haffer und H. Hudde, beide Essen, für die Möglichkeit, bestimmte Fragen der Sperlingsproblematik (z.T. wiederholt) zu diskutieren.

Zusammenfassung

1. Die unterschiedliche phylogenetische und taxonomische Bewertung von mediterranen Sperlingen der Gattung *Passer* drängt zu einer Klärung auf der Grundlage objektiver Kriterien. Als solche erweisen sich u.a. bestimmte Muster wie beispielsweise die Kopfzeichnung und die Muster der Federn des Kleingefieders, die in vielfältiger Ausprägung vorkommen.

2. Die Bestandteile der Muster, gruppiert nach Kategorien und geordnet zu morphologischen Reihen, lassen Parallelentwicklungen erkennen und bieten die Möglichkeit, die ancestralen Muster zu rekonstruieren und die unumgängliche Lesrichtung zu erkennen. Jede Art hat ancestrale und abgewandelte Varianten der Muster.

3. Die Einbeziehung der Männchen und Weibchen aller Arten der Gattung *Passer* dient dem Außengruppenvergleich für die mediterranen Arten, die Einbeziehung der Arten aller Gattungen dem Außengruppenvergleich für die Gattung *Passer*.

4. Es zeigen sich verschiedene Parallelen zwischen den Gattungen *Montifringilla, Petronia* und den drei Gruppen der Gattung *Passer*, den Graukopf-, Braunkopf- und Grauscheitelsperlingen, hinsichtlich Beibehalten, Reduktion oder Verstärkung bestimmter Muster, was Schlüsse zur Verwandtschaft zuläßt.

5. Zum Kopfmuster gehören acht Gefiederbereiche, deren Ausdehnung und farbliche Kontrastbildung analysiert wird. Berücksichtigt sind ferner Latz- und Schnabelfärbung. Gelbe Gefiederfärbung erweist sich als ancestral, sie kann verstärkt sein. Als besonders bedeutsam erweist sich die Reduktion rsp. Verstärkung und Verlängerung des Überaugenstreifs. Für die Gattung *Passer* konnte bekräftigt werden, daß die Braunkopfsperlinge von den Grauscheitelsperlingen (und den Graukopfsperlingen) zu unterscheiden sind, woraus sich mehrere Konsequenzen hinsichtlich der Verwandtschaft der Arten ergeben, u.a. für *P. domesticus, P. hispaniolensis, P. italiae, P. simplex*, von denen *P. domesticus* ein Grauscheitelsperling ist, die anderen drei Arten jedoch Braunkopfsperlinge sind. Die Graukopfsperlinge sind eine eigene Verwandtschaftsgruppe, die Goldsperlinge gehören zur Gruppe der Braunkopfsperlinge.

6. Das Muster der Federn des Kleingefieders kann mehrere Bestandteile haben – einen hellen Querstreifen zwischen dem basalen und dem apikalen Fahnenteil (ohne Saum, der abgerieben wird), einen dunklen Querstreifen und ein Pfeilmuster, die alle drei unabhängig voneinander abwandeln. Der ancestral breite helle Querstreifen kann über mehrere Stufen völlig reduziert werden. Der dunkle Querstreifen kann sich verbreitern und schließlich nahezu den gesamten apikalen Fahnenteil einnehmen, was zur Sprenkelung und Schwarzfärbung des Scheitels (bei Braunkopfsperlingen) führt. Das Pfeilmuster kann sehr fein oder auch stark ausgeprägt sein. Seine Verbreiterung führt ebenfalls zur Sprenkelung des Scheitels (bei Grauscheitelsperlingen). Insgesamt wurden 48 Varianten des Federmusters nachgewiesen.

7. Nur bei wenigen Arten ist ausschließlich das ancestrale Muster vorhanden: ein breiter heller Querstreifen. Dieses Muster blieb bei allen Arten im Bauchgefieder erhalten. Dunkle Muster treten zuerst meist im Gefieder des Oberkopfes auf, dann im Gefieder der übrigen Oberseite (Rücken, Bürzel), z.T. auch an Kehle und Brust.

8. Die Gefiederfärbung (etwa Bürzel, Hinter- und Oberrücken, Mantel) wandelt schneller ab als die Muster, weshalb der Musterbildung größere Bedeutung zukommt.

9. Die Analyse der Musterbildung und des Vorkommens der Varianten in den einzelnen Gefiederpartien erlauben Schlüsse zur Verwandtschaft der Arten. Dadurch ändert sich die Anordnung der Arten.

10. Die Sperlinge entstanden in Afrika. Von hier aus breiteten sich Vertreter jeder Gruppe (außer der Gruppe der Graukopfsperlinge) nach Asien aus, einige auch nach Europa.

11. Die Ergebnisse der Analyse werden im Abschnitt „Diskussion“ vor allem mit den Ergebnissen der von Summers-Smith (1988) vorgenommenen Synthese der bisherigen Kenntnis und Interpretation verglichen. Die sich zeigenden Differenzen geben Anlaß zu neuen Studien. Diese hätten zu berücksichtigen

- die individuelle Variation
- die Übereinstimmungen und Unterschiede zwischen Männchen und Weibchen
- die Tatsache, daß alle Sperlinge auf die Nutzung der gleichen Ressourcen programmiert (phylogenetisch festgelegt) sind, weshalb es nicht gelingt, diesbezüglich wesentliche ökologische Unterschiede zu finden
- die Tatsache, daß fast alle Arten die Fähigkeit haben, in der Nähe oder innerhalb von Ortschaften zu leben
- die Tatsache, daß viele Arten hybridisieren, so daß die Hybridisation von *Passer*-Arten im mediterranen Raum nicht als Besonderheit zu werten ist
- daß *Passer italiae* ein Braunkopfsperling und kein Produkt einer Hybridisation ist. Wäre es ein solches, könnte das Taxon nicht als Unterart einer der beiden gleichwertigen Elternarten angesehen werden.

Summary

The species of the family Passeridae (genera *Montifringilla, Petronia, Passer*) and their phylogenetic relationship

1. The different phylogenetic and taxonomic evaluation of some Mediterranean sparrows of the genus *Passer* shows the need of the clarification of the problems based on objective criteria. Such criteria include: specific patterns of head design and the high diversity of feather patterns.

2. Pattern componants arranged in categories and morphological rows support parallel lines of development, allow the reconstruction of the ancestral pattern and also allow the direction of the rows to be read. Each species has both ancestral und derived variants of patterns.

3. The inclusion in the study of the males and females of all species of the genus *Passer* allow both comparisons of the Mediterranean species with the other species of the genus, as well as comparisons between *Passer* and outgroup sparrows from other taxa.

4. Different parallels relating to retention, reduction or strengthening of given patterns are apparant in the genera *Montifringilla, Petronia* and the three groups of the genus *Passer*, the grey-headed, the brown-headed and the grey-crowned sparrows. These parallels allow conclusions on the phylogenetic relationship of the groups.

5. The pattern of head design consists of 8 parts of plumage. Their extension and colour contrast are analysed. Bill colour is taken into consideration. Yellow coloured plumage is ancestral. The reduction and strengthening of the supercilium is highly significant. For the genus *Passer* it may be necessary to corroborate the difference between brown-headed and grey-headed sparrows. This could have consequences for species phylogeny, e.g. *Passer domesticus, P. hispaniolensis, P. italiae* and *P. simplex*, since *P. domesticus* is a grey-crowned sparrow and the other three species are brown-headed.

The grey-headed sparrows are a separate group, and the golden sparrows belong to the brown-headed sparrow group.

6. The feather pattern may consist of a number of components - a light transversal stripe between basal and apical part of the feather vane (without the edge, existing only in the fresh feather), a dark transversal stripe and an arrow pattern. All change independantly from each other. The ancestral broad light transversal stripe may completely be reduced through a series of steps. The dark transversal stripe may widen and finally extend all over the apical part of the vane, leading to the dark-spotted or black crown (of brown-headed sparrows). The arrow pattern may be pronounced weak or strong. Its extension also leads to the dark spotted crown (of grey-headed sparrows). A total of 48 variants of the feather pattern was found.

7. The ancestral pattern is found exclusively in a few species, i.e. a broad light transversal stripe. All species have this feather pattern on the belly. The dark patterns appear first in the crown feathers, then on the rest of the top side and also on the throat and brest.

8. The feather colour (e.g. the colour of beak and mantle) changes more quickly than the pattern. For this reason the pattern is more significant than the colour.

9. The analysis of pattern development and the occurrence of pattern variations in different parts of the plumage allows phylogenetic conclusions on a new arrangement of the species.

10. Sparrows originated in Africa. All groups, except the grey-headed sparrows, spread into Asia, some reaching Europe.

11. The results of the analysis are compared with the results of the synthesis of previous work by Summers-Smith (1988). It is important to consider the theoretical basis for the apparant differences in this study:

- the individual variation,
- the conformities and differences between males and females,
- the fact that all sparrows are programmed (i.e. phylogenetically determined) to use the same resources, therefore it is impossible to find fundamental oecological differences between species,
- the fact that nearly all species have the capacity to live near or within villages and towns,
- the fact that many species hybridize, so that the hybridization of Mediterranean sparrows is not a particularity of these species.
- *P. italiae* is unequivocally a brown-headed sparrow and not the result of hybridization. As a hybrid the taxa could never be a subspecies of one of the two parent species.

Literatur

Clement, P. (1994): Finches & Sparrows. 2d. Ed. (Christopher Helm, A. & C. Black) London.

Gebauer, A., M. Kaiser & J. Martens (1999): Neues über Schnee- und Erdsperlinge. – J. Orn. 140: 254.

Kummer, C. (1996): Philosophie der organischen Entwicklung. (W. Kohlhammer GmbH) Stuttgart.

Stephan, B. (1984): Zur individuellen Variabilität einiger *Passer*-Arten. – Mitt. Zool. Mus. Berlin 60, Suppl. Ann. Orn. 8, 89–96.

Stephan, B. (1986): Die Evolutionstheorie und der taxonomische Status des Italiensperlings. – Mitt. Zool. Mus. Berlin 62, Supp. Ann. Orn. 10, 25–68.

Stephan, B. (1999): Zur Taxonomie mediterraner Sperlinge der Gattung *Passer* – Probleme weiterhin aktuell: Hybridisation, *italiae, tingitanus*. – Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe 75: 3–9.

Summers-Smith, J. D. (1988): The Sparrows. A study of the genus *Passer*. – (T. & AD. Poyser) Calton.

Prof. Dr. B. Stephan, Karl-Marx-Str. 21, D 15827 Blankenfelde

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 71–74	Bonn, Dezember 2000

The gender of *Podarcis* and the virtues of stability, a reply to W. Böhme

E. N. Arnold

Abstract. It has recently been suggested that the gender of *Podarcis* (the European and Northwest African Wall lizards) is masculine, which would change the accepted endings of the names of six species and additional subspecies. This course is rejected, on the basis of the invalidity of the arguments put forward for masculine gender, its potential disturbance of the settled nomenclature and the confusion it would cause among non-specialist users.

Key words. Nomenclature, taxonomy, Reptilia, Sauria, Lacertidae, *Podarcis*, lizards.

The genus *Podarcis* comprises the Wall lizards of Europe and Northwest Africa, a much-studied and cited group of sixteen species. *Podarcis* has usually been treated as feminine but Böhme (1997, 1998) argues that it is really masculine. Here, the history of the name and Böhme's arguments are examined and the case for stability of scientific names reiterated.

Wagler (1830) proposed the generic name *Podarcis* for three species of lacertid lizards, originally described as *Seps muralis* (Laurenti 1768), *Lacerta velox* (Pallas 1771) and *Lacerta grammica* (Lichtenstein 1823), but did not designate a type species. He gave no explicit indication of the gender of *Podarcis*, a latinisation of the Greek adjective, πσδαρκής (podarcis, -es, -e) which has the same ending in the masculine and feminine nominative form, so there is no internal indication as to which gender Wagler intended it to be. He did not use *Podarcis* in combination with the trivial names of the species he included, so these also give no indication of gender. This is also the case with some other early users, including Ménétriés (1832), Wiegmann (1834) and Eichwald (1841).

Bonaparte (1836) treated *Podarcis* clearly as feminine in his text, using the combinations *Podarcis taurica*, *Podarcis oxycephala* and *Podarcis muralis sicula*. The publication also has the name *P. muralis siculus* in a plate caption, with two illustrated variants named as *olivaceus albiventris* and *maculatus rubriventris*, but this indication of a masculine gender is likely to be a lapsus, given the feminine usage in two separately published sections of the text, one of which precedes the plate in question. Assignment of a feminine gender to *Podarcis* by this author is confirmed by subsequent use of *P. taurica* and *P. oxycephala* (Bonaparte 1839).

Both Wiegmann (1834) and Fitzinger (1843) appeared to designate a type species for *Podarcis*, by only listing *Podarcis muralis* under the genus, but again there is no explicit statement about gender and no indication from the trivial name, as *muralis* also has the same ending in the nominative masculine and feminine.

Like Bonaparte, later users have conferred female gender on *Podarcis*, including Strauch (1868, 1876), Gistel (1868), De Betta (1874, 1879), Camerano (1877, 1878), Bedriaga (1879) and Boettger (1880, 1881). Fitzinger (1853) does treat *Podarcis* as masculine in the nomina nuda *P. merremii* var. *maculatus* and *P. m.* var. *olivaceus*, but this is a very minority use.

Podarcis later fell out of use as a genus, although it was often employed as a subgenus of *Lacerta* (for instance by Boulenger 1920). Arnold (1973) again raised *Podarcis* to generic status and, following the overwhelming usage of previous workers, retained a feminine gender for it. Since then, this has been very consistently followed. For instance, the BIDS Science Citation Index lists 100 instances where *Podarcis sicula* has been used in the titles, keywords and abstracts of articles between 1981 and 1999, but none where the masculine form, *Podarcis siculus*, is employed.

Recently, Böhme (1997) has suggested that the gender of *Podarcis* is male. His stated grounds are as follows.

1. "Wagler was surely aware of 'podarkis' being an adjective particularly attributed to the ancient hero Achilleus in the classic Greek (Homerian) literature, i.e. a clearly masculine attribution!" This is pure supposition as Wagler makes no statement to this effect. The fact remains that *Podarcis* can be used for both the male and femalegenders. Later, Böhme admits this, noting also that the three species placed in *Podarcis* by Wagler include male and female forms in their original binomial combinations.

2. Fitzinger selected, as a type of the genus *Podarcis*, *Seps muralis* which is masculine and "this has to be accepted as the establishment of gender". This is not correct. The gender of the latin word "seps" is not specifically masculine but of common gender (Simpson 1959). There is also no statement in the *International Code of Zoological Nomenclature* that the gender of a genus to which a species was previously assigned, either at its description or subsequently, determines the gender of a genus into which the species is later put, if this is undetermined at the time. Also, Fitzinger does not specifically mention *Seps* and, between description as *Seps muralis* and inclusion in *Podarcis* by Wagler, *P. muralis* was frequently allocated to *Lacerta* and thus assigned a female gender, for example by Sonnini and Latreille (1802) and Milne Edwards (1829).

Böhme's arguments have been both accepted explicitly, by the editors of *Die Eidechse* ('Die Redaktion' 1997) and argued against (Mayer 1998). If Böhme's suggestion were generally accepted, the names of six species of *Podarcis*, and those of a number of subspecies would have to be changed. The species names are: *atrata*, *hispanica*, *peloponnesiaca*, *sicula*, *taurica* and *wagleriana*. In the case of *P. tiliguerta*, the trivial name is believed to be a noun in apposition (Claudia Corti, quoted in Böhme 1998), and so is unaffected by the gender of *Podarcis*.

The allocation of masculine gender to *Podarcis* is not justified by the arguments put forward and would overturn what is now established use. Change would have no tangible benefit in terms of stability or ease of use and would contravene the spirit of the *International Code of Zoological Nomenclature* (International Trust for Zoological Nomenclature 1999) which promotes the stability of names, for example in the Preamble (p. 2) and in Articles 23.2 and 81. It would cause confusion to both systematists and the much larger number of other users of the names concerned. For example, the editors of the journal *Die Eidechse* (8/2, 1997) approve the use of the masculine form of *Podarcis sicula* and it is used in the title and text of an article, but the title in the contents list of the journal employs the feminine form! Non-systematists, especially, are likely to be misled by the proposed change into thinking there are more taxa than there actually are.

It is important to always remember that scientific nomenclature, especially that of popular and frequently cited taxa, is not just a playground for systematists (like Dr Böhme and myself). The names are for the use of a far wider community including not only biologists but many other people who rely on precise scientific designations, among them lawyers, customs officers, doctors and hobbyists. It is sometimes said that people with a specialist interest in a group soon get used to change (e.g. Böhme 1998), but this misses the point: it is the non-specialists, of whom there are far more using scientific names, who suffer either directly or indirectly. Systematists are often asked to check manuscripts or printed lists of species for other users and a taxon frequently turns up under several aliases because the name assigned to it has changed over time, to the confusion of all concerned. Name change is also confusing in literature search and when using data banks, for if different names have been employed for a taxon, only a proportion of citations will be found by using one of them. Specialists of course know about synonyms and where to look them up, but this does not apply to name-users in general.

Of course, some change is unavoidable. For instance when a new species is recognised among material previously assigned to another long-established one. Also, under the binomial system, where the genus forms an integral part of the species name, some change is inevitable. For example, if some species in a genus are found to be more closely related to those in another than to their present congenerics. However, other changes, for instance when a group within a known clade is separated as a new genus, can be avoided by using subgenera.

I thank my wife, Renate Arnold, for advice in Greek and Latin grammar and derivations.

References

Arnold, E. N. (1973): Relationships of the Palaearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). – Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.) 44: 291–339.

Bedriaga, J. von (1879): Herpetologische Studien. – Arch. Naturgesch. 1879: 243–334.

BIDS (Bath Information and Data Services): Science Citation Index.

Boettger, O. (1880): Die Reptilien und Amphibien von Syrien, Palaestina und Cypern. – Ber. Senckenb. naturf. Ges. 1879–80: 132–219.

Boettger, O. (1881): Diagnoses reptilium novorum Maroccanorum. – Zool. Anz. 4: 570–572.

Böhme, W. (1997): A note on the gender of the genus *Podarcis* (Sauria: LAcertidae). – Bonn. Zool. Beitr. 47: 187–188.

Böhme, W. (1998): *Podarcis siculus, -a, -um*? – Entgegnung auf eine Entgegnung. – Eidechse 8: 101–102.

Bonaparte, C. L. J. L. (1836): Iconographia della Fauna Italica per le quattro classi degli Animali Vertebrati. – Roma (Salviucci).

Bonaparte, C. L. J. L. (1839): Amphibia Europaea ad systema nostrum vertabratorum ordinata. – Mem. Accad. Sci. Torino (Series 2) 2: 385–415.

Boulenger, G. A. (1920): Monograph of Lacertidae, volume 1 space, 352 pp. – Trustees of the British Museum (Natural History), London.

Camerano, L. (1877): Considerazioni sul genere *Lacerta* Linn. e descrizione di due nuove specie. – Atti. Accad. Sci. Torino 13: 79–96.

Camerano, L. (1878): Descrizione di una nuova specie del genere *Podarcis* Wagl. – Atti. Accad. Sci. Torino 13: 538–541.

De Betta, E. (1874): Rettili ed Anfibi. In: E. Cornalia, Fauna D'Italia vol. 4, Milano (F. Vallardi).

De Betta, E. (1879): Nuova serie di note erpetologiche per servir allo studio dei rettili ed amfibi italiani. – Atti. Ist. veneto Sci. 5: 377–415.

'Die Redaktion' (1997): Änderung der Namensendung bei mehreren *Podarcis*-Formen. – Eidechse 8: 58.

Eichwald, C. E. von (1841): Fauna Caspio-Caucasia nonullis observationibus novis illustravit E. Eichwald. – Petropoli (Diarii Gall. Politic. Petropol.) iv, 233pp.

Fitzinger, L. (1843): Systema reptilium. – Vol. 1, Vienna (Braumüller & Seidel). 106, vi, pp.

Fitzinger, L. (1853): Versuch einer Geschichte der Menagerien des österreichisch-kaiserlichen Hofes. – Sber. Akad. Wiss. Wien 10: 626–710.

Gistel, J. (1868): Blicke in das Leben der Natur und des Menschen. – Leipzig (Hein).

International Commission for Zoological Nomenclature (1999): International Code of Zoological Nomenclature, 4th ed. London (International Trust for Zoological Nomenclature).

Mayer, W. (1998): Das Geschlecht der Gattung *Podarcis*: Eine Entgegnung. – Eidechse 8: 99–100.

Ménétriés, E. (1832): Catalogue Raisonné des Objets de Zoologie recueillis dans un Voyage au Caucase et jusqu'aux frontières actuelles de la Perse. – St Petersbourg (Académie Impériale des Sciences). 271, xxxii pp.

Milne Edwards, M. H. (1829): Recherches zoologiques pour servir à l'histoire des lézards, extraites d'une monographie de ce genre. – Annls Sci. nat. 16: 50–89.

Simpson, D. P. (1959): Cassel's New Latin-English English-Latin Dictionary. – Cassel, London.

Sonnini, C. N. & P. A. Latreille (1802): Histoire Naturelle des Reptiles, volume 1. – Paris (F. Dufart).

Strauch, A. (1868): Bemerkungen über die Eidechsengattung *Scapteira* Fitz. – Mélang. biol. Bull. Acad. Sci. St. Pétersb. 6: 403–426.

Strauch, A. (1876): Reptilia and amphibia collected by the expedition of Lt. Col. Przhevalskii. - St Petersbourg (B. C. Balasheva).

Wagler, J. G. (1830): Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Säugethiere und Vögel. – München, Stuttgart, Tübingen (Cotta).

Wiegmann, A. F. A. (1834): Herpetologica Mexicana. – Berolini (C. G. Lüderitz). iv, 54pp.

Dr. E. N. Arnold, Department of Zoology, Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, United Kingdom.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 75–78	Bonn, Dezember 2000

First records of *Bufo guttatus* from Bolivia with comments on *Bufo glaberrimus* (Amphibia: Bufonidae)

Stefan Lötters, Ignacio De la Riva, Steffen Reichle & Grimaldo Soto

Abstract. *Bufo guttatus* is recorded from Bolivia for the first time. This toad was found at four different localities which are suggested to reflect the southernmost extension of the species' range. Most specimens were found in primary forest at dusk or by night on river banks. Morphological characters which distinguish *B. guttatus* from a similar species, *B. glaberrimus*, are listed.

Key words. Amphibia, Anura, Bufonidae, *Bufo glaberrimus*, *Bufo guttatus*, distribution, taxonomy, Bolivia, Neotropics.

Introduction

Bufo guttatus Schneider, 1799 is a large toad ranging from the Guyana shield to eastern Peru via the central Amazon basin (Frost 1985; Rodríguez & Cadle 1990; Morales & McDiarmid 1996). A similar species, *B. glaberrimus* Günther, 1869 "1868", has been suggested to occur in Pacific Colombia[1] and in the upper Amazon basin of Colombia, Ecuador and Peru (Cochran & Goin 1970; Duellman 1978; Schlüter 1981 a; Frost 1985). The taxonomic relationships of these toads have been controversial. This is reflected by the treatment of *B. glaberrimus* both as a subspecies of *B. guttatus* (e.g. Stebbins & Hendrickson 1959; Rivero 1961) and as a distinct species (e.g. Rodríguez & Duellman 1994). De la Riva (1990) expected both mentioned species to occur in Bolivia. The purpose of this paper is (1) to report *B. guttatus* from Bolivia for the first time and (2) to provide diagnostic characters which separate *B. glaberrimus* as a distinct species (which remains unknown from Bolivia).

Records of *Bufo guttatus* in Bolivia

Voucher specimens are deposited at CBF (Colección Boliviana de Fauna, La Paz), CET A (Centro de Estudios Tropicales, amphibian collection, Sevilla), NKA (Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado", amphibian collection, Santa Cruz de la Sierra) and ZFMK (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn). Localities with specimens collected (as shown in Fig. 1) are as follows: (1) Departamento Pando: Provincia Nicolás Suárez: Río Tahuamanu, about 1 km above its confluence with Río Manuripi (11°06' S, 67°35' W): two sub-adults (CET A 1518–19), collected by IDlR, 1 July 1990; (2) Departamento La Paz: Provincia Iturralde: Comunidad Indígena "Puerto Araona" (12°31' S, 67°46' W; ca. 150–200 m elevation): adult (NKA 3683, 114.3 mm SVL), collected by GS, 21 October 1998; (3) Departamento Santa Cruz: Provincia Velasco: Parque Nacional "Noel Kempff Mercado", Río Pauserna, near Ahlfeld waterfalls on Río Pauserna (13°45' S, 60°59' W; ca. 245 m elevation): adult (ZFMK 69921, 133.0 mm SVL), collected by SL & SR, 14 December 1998; (4) Departamento Santa Cruz: Provincia Velasco: Parque Nacional "Noel Kempff Mercado", Campamento Los Fierros (14°33' S, 60°53' W; ca. 200 m elevation): juvenile (CBF 3345, ca. 20.0 mm SVL), collected by SR, June 1998.

---

[1] A recent checklist of amphibians from Colombia (Ruiz-Carranza et al. 1996) lists *B. glaberrimus* only from east of the Andes.

All specimens except one were collected at dusk or by night on banks of moderate-sized rivers in primary rain forests. At locality (3), at least 10 specimens were observed along a trail parallel and immediate to the river shore. In contrast, at locality (2), NKA 3683 was collected in a humid area in primary forest by night, but far away from running water. Usually when handling individuals, their parotoid glands exude a yellow substance; this is occasionally squirted away over a distance of up to ca. 1 m.

Comments

The Bolivian records, situated at the southern periphery of the Amazon basin, represent the southernmost known records of *B. guttatus*. Our findings suggest that *B. guttatus* is ranging from the Guyana shield over the entire Amazon basin. Its occurrence farther south is not very probable because biomes change and become significantly drier. The south-western range limit of *B. guttatus* may be represented by the records from the lowlands of south-eastern Peru (Rodríguez & Cadle 1990; Morales & McDiarmid 1996) and adjacent Bolivia. This species is not known from

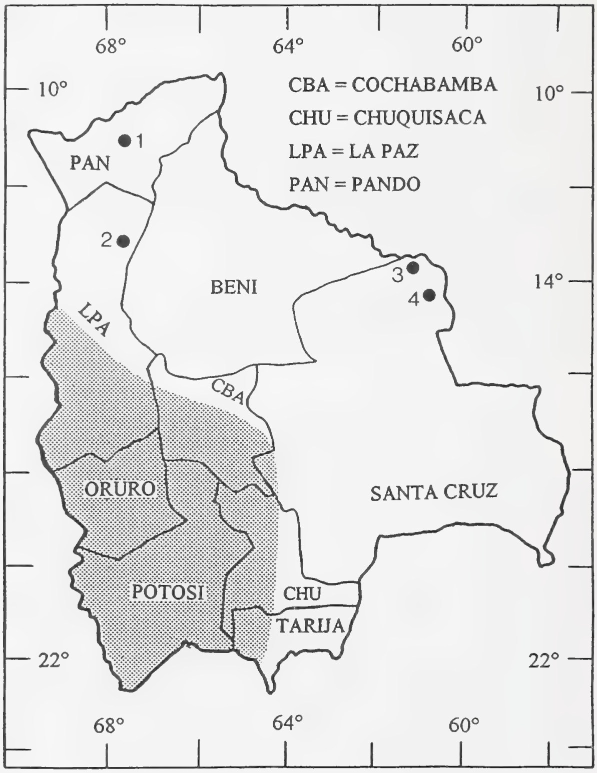


Fig. 1: Map of Bolivia with Departamentos and four localities (for details see text) where *Bufo guttatus* was found. Andean areas above 2500 m elevation are shaded.

other Peruvian lowland sites, although some of them are well surveyed (Schlüter 1981 b; Duellman & Salas 1991; Rodríguez & Duellman 1994; Duellman & Mendelson 1996; Duellman & Thomas 1996). However, from some of these sites, *B. glaberrimus* has been reported (Schlüter 1981 a; Duellman & Salas 1991; Rodríguez & Duellman 1994). In addition, two recent checklists of Peruvian amphibian species (Rodríguez et al. 1993; Morales 1995) mention *B. glaberrimus* only.

B. glaberrimus is considered a valid species here. We examined three adults from Ecuador (ZFMK 28046; ZSM [Zoologische Staatssamlung München] 29/162 [in all maturity was confirmed through dissection]) and used published data and figures of specimens from Ecuador (Duellman 1978) and Peru (Schlüter 1981 a; Rodríguez & Duellman 1994). For comparison, four adult *B. guttatus* from French Guyana (ZSM 500/1988, ZFMK 40466–67) and five sub-adults from central Brazil (ZSM 115/1988) were studied.

B. glaberrimus is considerably smaller than *B. guttatus*, adults or equal to smaller than 80.0 mm SVL (Rodríguez & Duellman 1994). In contrast, adult *B. guttatus* have at minimum 130.0 mm SVL. As indicated above, Bolivian specimens fit this latter size. *B. glaberrimus* can further be distinguished from *B. guttatus* by the absence of a pre-orbital ridge. Even four of the sub-adult *B. guttatus* from Brazil (42.9-54.8 mm SVL) have a pre-orbital ridge; only the smallest individual (32.2 mm SVL) lacks it. Adults and sub-adults hereby reported from Bolivia have a pre-orbital ridge while it is absent in the juvenile from locality (4). In addition, all *B. glaberrimus* examined by us have numerous minute white spots on the ventral side. Almost all *B. guttatus* (including Bolivian material) except the smallest sub-adult from Brazil and the juvenile from locality (4) in Bolivia show several cream-coloured rounded blotches of almost the size of the eye diameter on the venter.

Acknowledgements

We are indebted to CBF and NKA for collaboration. SR and SL are grateful to Fundación Amigos de la Naturaleza (FAN), Santa Cruz de la Sierra, for providing logistic support. The field work of SL benefited from grants provided by the Graduiertenförderung des Landes Nordrhein-Westfalen and the German Academic Exchange Service (DAAD). The field work of IDlR in 1990 was funded by a grant from the Asociación de Amigos de Doñana. ZSM material became available through the courtesy of F. Glaw.

Zusammenfassung

Bufo guttatus wird erstmals für Bolivien nachgewiesen. Wir fanden diese Kröte an vier verschiedenen Stellen, die vermutlich die südliche Arealgrenze darstellen. Die meisten Exemplare wurden während der Dämmerung oder bei Nacht auf Flußbänken im Primärwald gefunden. Morphologische Unterschiede, die *B. guttatus* von einer ähnlichen Art, *B. glaberrimus*, unterscheiden, werden aufgeführt.

Resumen

Se registra por primera vez *Bufo guttatus* en Bolivia, en cuatro localidades que representan el límite sur de la especie. La mayoría de los ejemplares se encontraron de noche o al atardecer en orillas de ríos en bosque tropical primario. *Bufo guttatus* se diferencia de *B. glaberrimus*, que también podría encontrarse en Bolivia, por su mayor tamaño y por la presencia de una cresta preorbital.

References

Cochran, D. M. & C. G. Goin (1970): Frogs of Colombia. – Bull. U.S. natn. Mus. 288: 1–655.

De la Riva, I. (1990): Lista preliminar comentada de los anfibios de Bolivia con datos sobre su distribución. – Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino 8 (1): 261–319.

Duellman, W. E. (1978): The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. – Misc. Publ. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas 65: 1–352.

Duellman, W. E. & J. R. Mendelson III (1996): Amphibians and reptiles from northern Departamento Loreto, Peru: taxonomy and biogeography. – Sci. Bull. Univ. Kansas 55: 329–376.

Duellman, W. E. & A. W. Salas (1991): Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Cuzco Amazonico, Peru. – Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas 143: 1–13.

Duellman, W. E. & R. Thomas (1996): Anuran amphibians from a seasonally dry forest in southeastern Peru and comparisons of the anurans among sites in the upper Amazon basin. – Occ. Pap. Mus. nat. Hist. Univ. Kansas 180: 1–34.

Frost, D. R. (1985): Amphibian species of the world. A taxonomic and geographical reference. – Allen Press, Assoc. Syst. Coll., Lawrence, Kansas.

Morales, V. R. (1995): Checklist and taxonomic bibliography of the amphibians from Perú. – Smiths. Herp. Info. Serv. 107: 1–20.

Morales, V. R. & R. W. McDiarmid (1996): Annotated checklist of the amphibians and reptiles of Pakitza, Manu National Park Reserve Zone, with comments on the herpetofauna of Madre de Dios, Peru. – In: Wilson, D. E. & A. Sandoval: Manu. The Biodiversity of southeastern Peru. La biodiversidad del sureste del Perú, 503–522. Nat. Hist. Mus., Smiths. Inst., Washington.

Rivero, J. A. (1961): Salientia of Venezuela. – Bull. Mus. Comp. Zool 126: 1–206.

Rodríguez, L. O. & J. E. Cadle (1990): A preliminary overview of the herpetofauna of Cicha Cashu, Manu National Park, Peru. – In: Gentry, A. H.: Four Neotropical rainforests, 410–425. Yale Univ. Press, New Haven.

Rodríguez, L. O., J. H. Córdova & J. Icochea (1993): Lista preliminar de los anfibios del Perú. – Publ. Mus. Hist. nat. USNM (A) 45: 1–22.

Rodríguez, L. O. & W. E. Duellman (1994): Guide to the frogs of the Iquitos region, Amazonian Peru. – Mus. nat. Hist. Univ. Kansas Special Publ. 22: 1–80.

Ruiz-Carranza, P. M., M. C. Ardila-Robayo & J. D. Lynch (1996): Lista actualizada de la fauna de Amphibia de Colombia. – Rev. Acad. Colomb. Cienc. 20: 365–415.

Schlüter, A. (1981a): Erstnachweis von *Bufo glaberrimus* Günther, 1868 für Peru (Amphibia, Salientia, Bufonidae). – Stud. Neotrop. Fauna Environ. 16: 221–223.

Schlüter, A. (1981b): Bio-akustische Untersuchungen an Bufoniden in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes von Peru (Amphibia: Salientia: Bufonidae). – Salamandra 17: 99–105.

Stebbins, R. C. & J. R. Hendrickson (1959): Field studies of amphibians in Colombia, South America. – Univ. Calif. Publ. Zool. 56: 496–540.

Stefan Lötters, Steffen Reichle, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany [e-mail SL: uzs5r6@uni-bonn.de]. – Ignacio De la Riva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, c/José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain. – Grimaldo Soto, Museo de Historia Natural "Noel Kempff Mercado", Casilla 2489, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 79–91	Bonn, Dezember 2000

Revision of European *Pseudacteon* Coquillett (Diptera, Phoridae)

R. H. L. Disney

Abstract. European species of *Pseudacteon* Coquillett (1907) are reviewed. *Pseudacteon claridgei* sp. n. is described from France and *P. tubiceroides* sp. n. from Hungary. *P. palpatus* Schmitz is synonymised with *P. brevicauda* Schmitz and *P. lusitanus* Schmitz is synonymised with *P. lundbecki* Schmitz. A new key to the European species is provided.

Key words. Diptera, Phoridae, key, new species, new synonyms.

Introduction

The genus *Pseudacteon* Coquillett (1907) is increasingly becoming the subject of research on account of the habits of the larvae as parasitoids of ants. However, our knowledge of the European species is currently chaotic. The only key (Schmitz 1938) has proved to be more of a hindrance than a help in the recognition of the species. This is because most of the latter have been poorly characterised, and usually then only sufficiently for unequivocal recognition in one sex, and the characters employed in the key (e.g. haltere colour and costal indexes) are far more variable than had been realised. Furthermore these tiny flies (typically around 1.5 mm long) have traditionally been mounted on micropins. This not only impedes the perception of critical details but has also meant that some type specimens have not survived intact, if at all.

These tiny flies are evidently somewhat variable but, apart from the widespread *P. formicarum*, good series of each species are lacking. The occasional partial or complete development of vein 2 (R_{2+3}) was reported by Schmitz (1938). While it is axiomatic that every specimen is unique, the variation in these flies is such that a typologist might be tempted to assign every specimen to its own species! Of particular interest, therefore, is variation between the two sides of the same fly. Thus the palp bristles can vary in size and number. For example the small bristle in the basal half of the palp in Fig. 2 was absent from the palp on the other side of the same specimen. Likewise the apical bristle of the other palp was subequal to the preapical bristle. It is necessary, therefore, to use one's experience of the family as a whole in order to exercise judgement with regard to the significance of the variation encountered in the far from adequate series of specimens that are currently available for study. More so than usual, therefore, the conclusions reported below should be regarded as working hypotheses only.

On a world basis species recognition in this genus is based upon the females in the first instance. Males should no longer be named before they have been associated with their females, unless they possess some obvious feature that is not subject to sexual dimorphism. The variety of forms exhibited by the female abdominal terminalia has proved to be invaluable in the recognition of the numerous Neotropical species (Borgmeier 1969). It is unfortunate, therefore, that the European species all possess ovipositor segments of essentially the same form.

In the present study all specimens have been mounted on slides, mostly in Berlese Fluid but some remounted museum specimens in Euparal (Disney 1994). Critical pinned specimens from museum collections have been remounted on slides after treatment in Barber's Fluid for 24 hours (Disney 1983).

Type specimens and other voucher material are deposited in the following museums: Museum Koenig, Bonn (ZFMK), Natural History Museum, London (NHM), University Museum, Oxford (UMO), Zoological Museum, Helsinki (ZMH) and University Museum of Zoology, Cambridge (UMZC).

Notes on Species

Pseudacteon brevicauda Schmitz

Pseudacteon brevicauda Schmitz 1925: 23, Holotype female, Germany: Schönebeck a. d. Elbe, Prov. Sachsen (apparently lost).

Pseudacteon palpatus Schmitz 1938: 169, Holotype female, Portugal: Landim (Famalicao) Caldas, 26 June 1938 (ZFMK) [Examined]. Syn. nov.

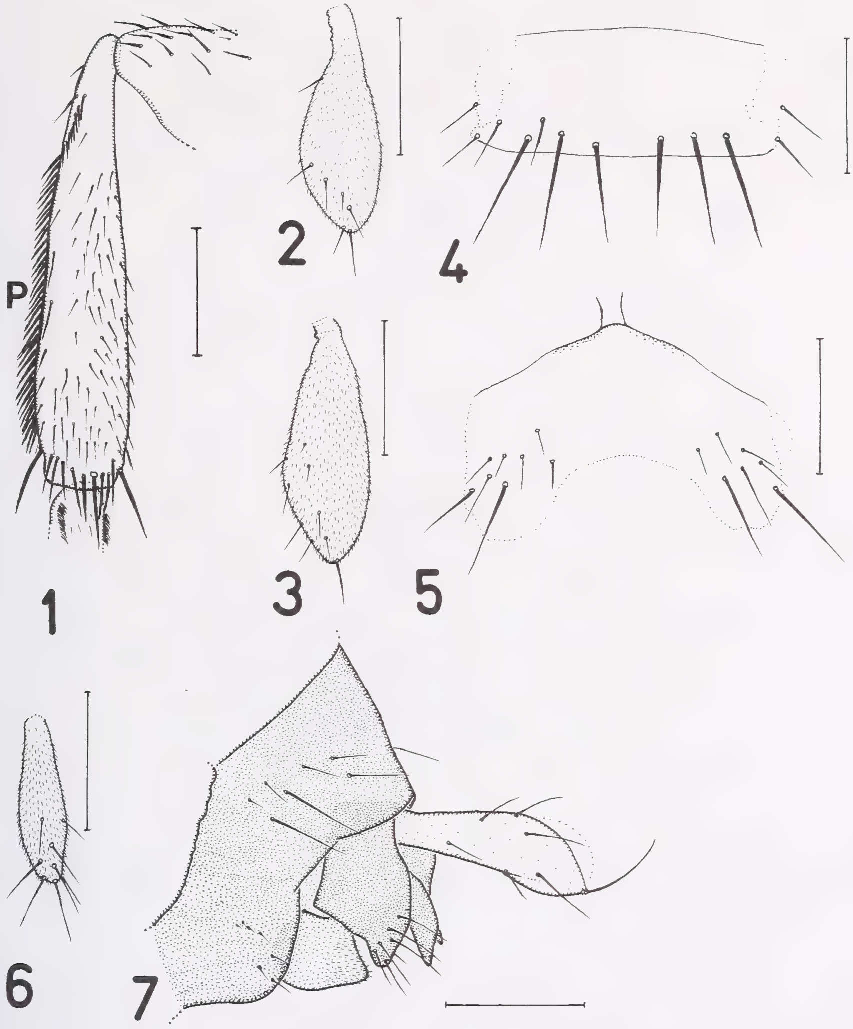
Donisthorpe (1927) reported this species from England, his specimens being identified by Schmitz. Collin also collected this species in England and I have previously used his specimens (in UMO) as voucher material for this species (Disney 1983), after remounting two males from Woodditton Wood (10 July 1952) to compare with freshly caught material of both sexes. I have now remounted a further male and three females from the Collin Collection. I have also remounted the female holotype of *P. palpatus* and find it to be indistinguishable from the females of *P. brevicauda*. Schmitz (1938) distinguished *P. palpatus* on the basis of the haltere being entirely dark, in contrast to distal two thirds of the knob of the haltere of *P. brevicauda* being variably pale. This difference, however, proves to be the two ends of a single spectrum of variation. Several specimens are intermediate. I therefore herewith synonymise *P. palpatus* with *P. brevicauda*. Critical features are depicted in Figs 1–7.

Material examined: Female holotype of *P. palpatus* from Portugal (see above); 2 females, 4 males, Yugoslavia, Slovenia, 13 July – 1 August 1958, R. L. Coe (NHM – BM1958–417); 1 female, 2 males, England, Woodditton Wood, 14 July 1951, 10 July 1952, 1 female Chippenham Fen 26 June 1950, 1 female, 1 male Barton Mills, 6 July 1953, J. E. Collin (UMO); 3 females, England, Surrey, Juniper Top, grid ref. 51/1852, 10 July 1978, R. H. L. Disney (UMZC); 3 females, 3 males, England, New Forest, Keeping Copse, grid ref. 41/399009, 26 June – 3 July 1984, G. Forrester (UMZC).

Natural history: Recorded ant hosts are *Myrmica ruginodis* Nylander (Donisthorpe 1927) and *M. scabrinodis* Nylander (Disney 1979).

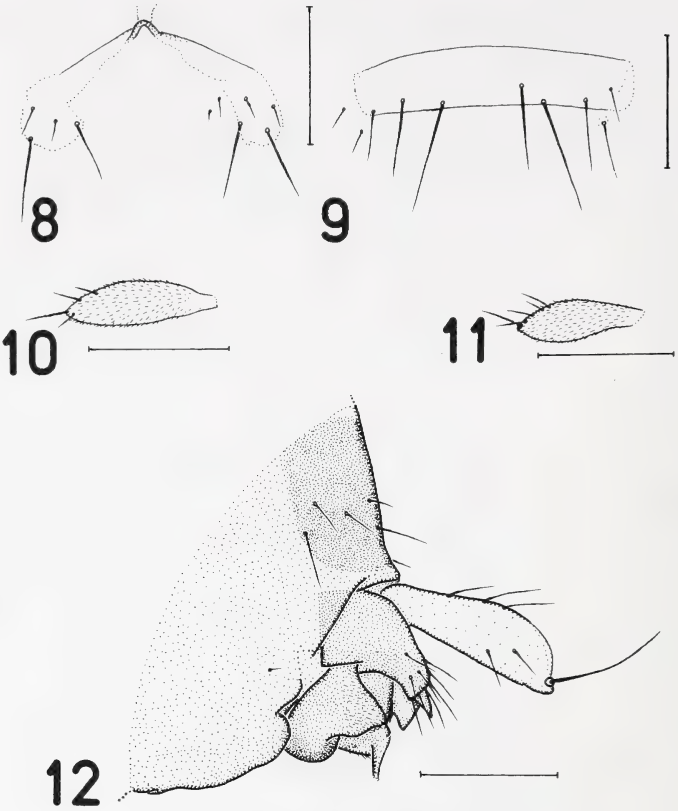
Pseudacteon claridgei sp. n.

Female (Figs 8–10): Frons brown. Width at level of front margin of anterior ocellus about 1.8–1.9x distance between this ocellus and supra-antennal bristles, and



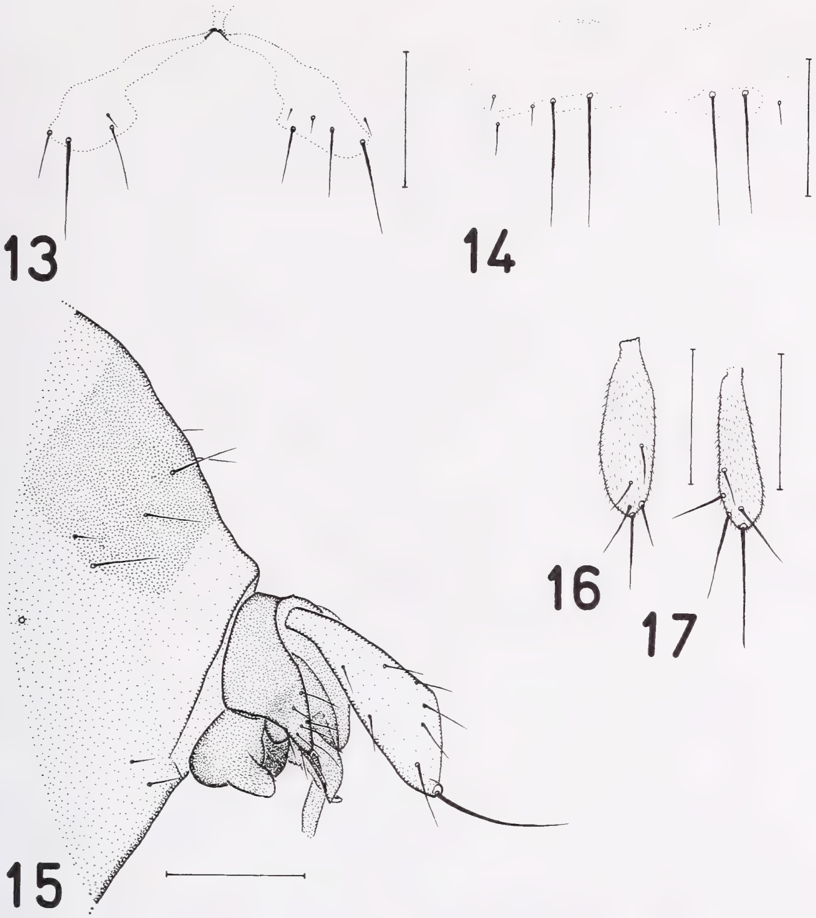
Figs 1–7: *Pseudacteon brevicauda*. 1 – posterior face of hind tibia of female (p = dorsal longitudinal hair palisade), 2–3 – palps of two different females, 4 – female abdominal sternite 6, 5 – female abdominal tergite 6, 6 – male palp, 7 – left face of male hypopygium (Scale bars = 0.1 mm).

at level of these SA's only about 1.1–1.2x this distance. Apart from pair of SA bristles and pair of ocellar bristles, with 2–4–4–4 bristles; the two middle rows being concave towards the front (one specimen has a supernumerary bristle to give a formula of 2–1–4–4–4). With 18–28 hairs plus 2 on ocellar triangle. Eyes with lowest ommatidia a little larger than uppermost. The somewhat pear-shaped third antennal segment and arista light brown. Palp pale, very lightly tinged brown, and as Fig. 10.



Figs 8–12: *Pseudacteon claridgei*. 8 – female abdominal tergite 6, 9 – female abdominal sternite 6, 10 – female palp, 11 – male palp, 12 – male left face of abdominal segment 6 and hypopygium (Scale bars = 0.1 mm).

Proboscis pale yellow apart from dark tip to glossa. Thorax brown. Each side of scutum with a short humeral bristle, two longer bristles on notopleuron, a longer intra-alar, an even longer post-alar and a weaker pre-scutellar dorsocentral bristle. Scutellum with an anterior pair of weak bristles and a posterior stronger pair (>1.6x as long as anterior pair). Abdominal tergites brown with minute sparse hairs only. T2–T5 all very much broader than long, but progressively narrowing from T2 onwards. Tergite 6 as Fig. 8. Venter greyish brown and segments 1–5 bare. Sternite 6 brown and as Fig. 9. Coxae to tibiae of all legs largely pale brown and tarsi pale straw yellow. Basitarsus of front leg shorter than segment 5. Mid tibia with near-dorsal longitudinal hair palisade extending about two thirds of length and comprising 20–22 modified hairs. Hind femur with 3–6 long hairs below basal half and 5–7 long anteroventral hairs in outer half. Hind tibia with 7–8 differentiated posterodorsals before the stronger pre-apical. Wings as Fig. 35, being about 0.9 mm long and the costal index being 0.37–0.40. Haltere brown.



Figs 13–17: *Pseudacteon fennicus*. 13 – putative female, abdominal tergite 6, 14 – the same, sternite 6, 15 – male, left face of abdominal segment 6 and hypopygium, 16 – putative female, palp, 17 – male palp (Scale bars = 0.1 mm).

Male (Figs 11–12, 35): Head and thorax similar to female, but palps as Fig. 11. Abdomen with brown tergites with minute, sparse hairs only; those at rear of T6 being only a little stronger (Fig. 12). Venter greyish brown and bare below. Hypopygium as Fig. 12, being pale brown with a pale straw-yellow anal tube very lightly tinged brown. Legs similar to female, except hairs below basal half of hind femur shorter and finer. Wing as Fig. 35, the length being about 0.9 mm and the costal index 0.36–0.37. Haltere brown.

Etymology: The species is named after the collector, Professor Michael Claridge. Material examined: Holotype female, France, Vauclause, nr. Carpentras, Bédoin, 20 July – 3 August 1982, M. F. Claridge (UMZC). 2 female, 2 male paratypes, as holotype.

Pseudacteon fennicus Schmitz

Pseudacteon fennicus Schmitz 1927: 100, Lectotype male, Finland: Helsingfors,14.8, Hellén (ZMH – 755 spec. type No. 8116), but one wing on slide (ZFMK) [Examined].

I have remounted two male cotypes on slides. One had a wing missing, but I found this wing on a slide in the Museum Koenig. I have designated this male as the lectotype. The female has not been described. The probable female is described below. Critical features are depicted in Figs 15 and 17.

Putative female of this species (Figs 13–14, 16, 36): Head and thorax as male, except antennae a little smaller and palps as Fig. 16. Abdominal tergites 2–5 brown, clearly very much broader than long, only gradually narrowing from T2 to T5, and with very few minute hairs only. Tergite 6 ill-defined but with bristle-like hairs (Fig. 13). Venter brown with paler transverse, intersegmental, bands. Some minute hairs on segment 5 below but with bristles on an ill-defined sternite 6 (Fig. 14). Ovipositor segments similar to other European species. Legs similar to male. Wing as Fig. 36, the length being 0.9-1.0 mm, the costal index 0.46–0.47. Costal cilia 0.06 mm long. Haltere largely brown.

Material examined: Lectotype (see above), male paratype, Finland, Nystad, 15. 8, Hellén (ZMH – 129 spec. type No. 8115); putative female, Poland, Bialowieska, Starodrzew, 18 July 1986, E. Durska (UMZC); male, Sweden, Fagersta, open mire, 18 July 1998, S-O. Ulefors (UMZC); male, Yugoslavia, Slovenia, Rokovo Dolina, River Rak, 25 July 1958, R. L. Coe (NHM – BM1958–417).

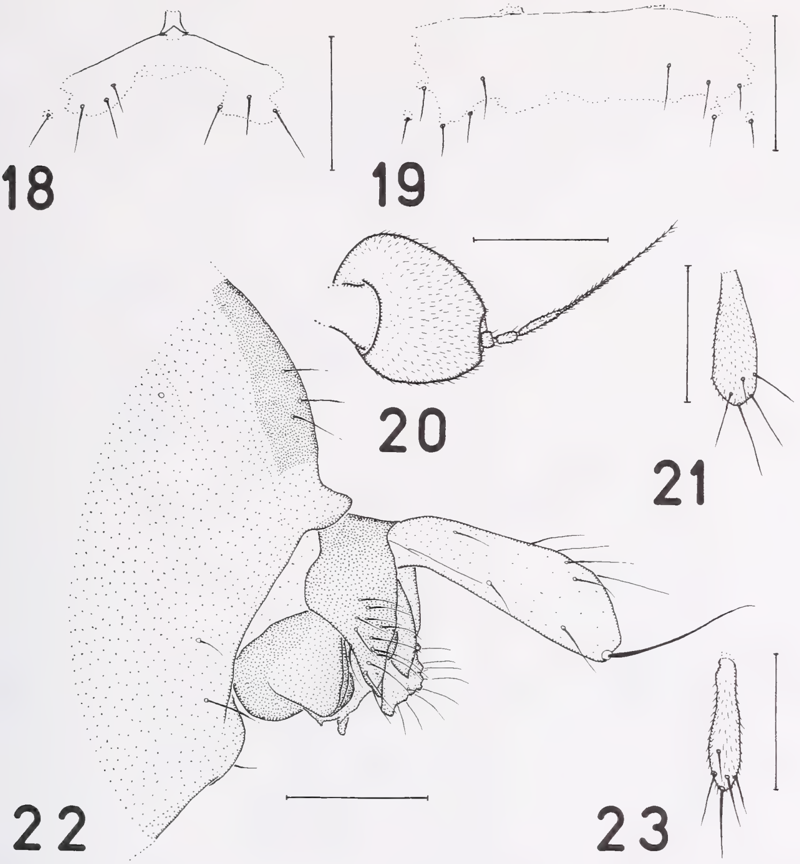
Pseudacteon formicarum (Verrall)

Phora formicarum Verrall 1877: 258, Holotype female, England, Kent, Farnborough, High Elms (apparently lost).

This species is not only widespread in the lowlands of England but also in Europe, and I have a good series of slide mounted specimens. Critical features are depicted in Figs 18–23.

Material examined: 8 males, 3 females, England, Cambridge, June, July, August, October, 1985–1988, including females attacking *Lasius flavus,* R. H. L. Disney (UMZC – 18–24, 18–39); male, Essex, Waltham Abbey, 21–28 May 1982, D. Henshaw (UMZC – 7–127); female, Romford, 27 June 1980, D. A. Smith (UMZC – 6–175); female, Berkshire, Silwood Park, 24 July 1979, T. R. E. Southwood (UMZC – 7–2); 2 females, Surrey, Juniper Hall (grid ref. 51/1752), 9–14 July 1978, R. H. L. Disney (UMZC – 4–26, 4–30); 4 males, 2 females, Norfolk, Norwich, U. E. A., 28 June – 7 July 1976, 10–18 June 1976, I. F. G. McLean (UMZC – 2–26, 2–27); 1 male, 1 female, Germany, Köln-Flittard, April – July 1977, June 1978, M. Boness (UMZC – 2–38, 5–57); 4 females, Italy, Levanto, Ligurien Coast, nr. La Spezia, 4 July 1996, attacking *Lasius emarginatus,* A. Weissflog (UMZC – 14–30); 1 male, Poland, Gdansk, gorki Wschodnie, salt meadow, 18 August 1977, R. Szadziewski (UMZC – 6–38); 1 male, Bialowieska, 17 June 1987, E. Durska (UMZC – 8–74).

Natural history: Recorded hosts are *Formica sanguinea* Latreille*, *Lasius alienus* Foerster*, *L. flavus* Fabricius, *L. fuliginosus* (Latreille)*, *L. niger* Linn., *L. umbratus* (Nylander)*, *Myrmica lobicornis* Nylander*, *Tapinoma erraticum* (Latreille)* (Disney 1994) and *Lasius emarginatus* (Olivier) (see above). However, Schmitz



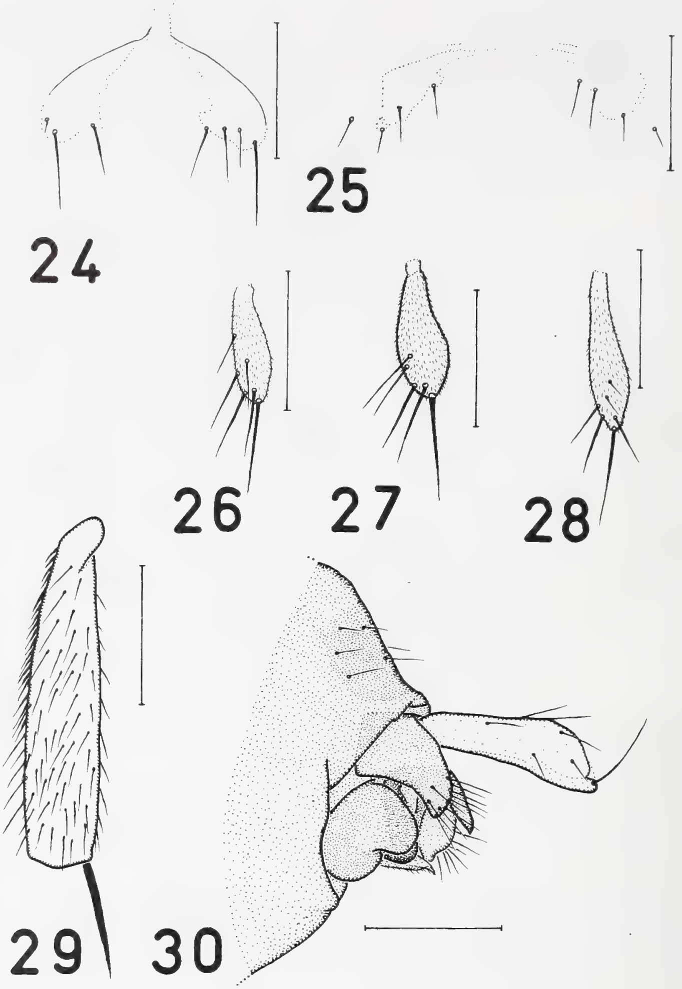
Figs 18–23: *Pseudacteon formicarum.* 18 – female abdominal tergite 6, 19 – female abdominal sternite 6, 20 – male, third antennal segment, 21 – female palp, 22 – left face of male abdominal segment 6 and hypopygium, 23 – male palp (Scale bars = 0.1 mm).

(1924) cautioned that some of Donisthorpe's records (indicated with *, see Disney 1994 for details) might have been for *P. lundbecki,* which has only now been recorded from England for the first time (see below).

Pseudacteon lundbecki Schmitz

Pseudacteon lundbecki Schmitz 1924: 138, Holotype male, The Netherlands: Sittard (apparently lost).
Pseudacteon formicarum Lundbeck, 1922: 426, nec (Verrall 1877). Schmitz 1938: 376.
Pseudacteon lusitanus Schmitz 1938: 166, Holotype female, Portugal: Landim (Famalicao) Caldas. [male paratype examined] Syn. nov.

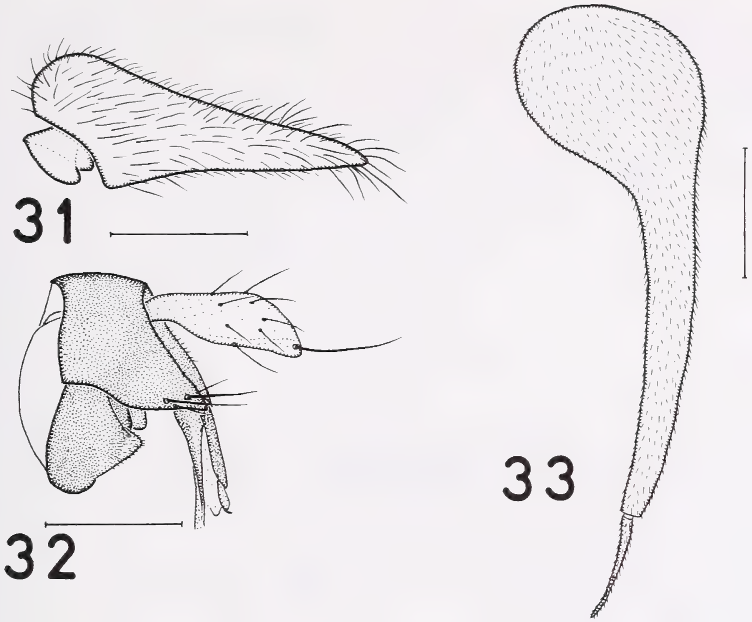
The voucher material from the Schmitz Collection (ZFMK) comprises a male from Valkenburg (the Netherlands) and a male of *P. lusitanus* from the type locality in Portugal. Schmitz (1938) noted that the hair palisade of the mid tibia of *P. lusitanus* does not quite reach the middle. However, the same is true for the specimen of



Figs 24–30: *Pseudacteon lundbecki*. 24 – female abdominal tergite 6, 25 – female abdominal sternite 6, 26–28 – male palps of three different specimens, 29 – male, anterior face of mid tibia, 30 – male, left face of abdominal segment 6 and hypopygium (Scale bars = 0.1 mm).

P. lundbecki from Valkenburg. When considered along with males from England and France it is evident that this hair palisade extends from 0.46 to 0.51x the length of the mid tibia in the males of what is clearly a single variable species. In the only available female it just exceeds 0.5x the length. Having failed to find a reliable distinction between the two species, I herewith formally synonymise *P. lusitanus* with *P. lundbecki*. Critical features are depicted in Figs 24–30.

Material examined: Male, The Netherlands, Valkenburg, H. Schmitz (ZFMK – 337); male holotype of *P. lusitanus,* Portugal, Landim, Caldas, 28 July 1938 (ZFMK); male, England, Essex, Waltham Abbey, May 1982, D. Henshaw (UMZC – 12–18);



Figs 31–33: 31–32 – *Pseudacteon tubiceroides* male. 31 – antenna, 32 – left face of hypopygium. 33 – *Tubicera algeriae* Coomer, male third antennal segment and arista (Scale bars = 0.1 mm).

male and female, France, Charnay (LG 781/2101), 20 August – 5 September 1991, P. Withers (UMZC – 25–53); male, Poland, Solnisko, Gdansk gorki Wschodnie, 18 August 1977, R. Szadziewski (UMZC – 6–38); male, Yugoslavia, Slovenia, Rokovo Dolina, River Rak, 25 July 1958, R. L. Coe (NHM – BM1958–417).

Natural history: Some of the early host records attributed to *P. formicarum* may have been misidentifications of this species (see above). *P. lusitanus* was reported parasitising *Lasius niger* by Schmitz (1938).

Pseudacteon tubiceroides sp. n.

This species is immediately distinguished from all other Palaearctic species by its elongated third antennal segment that lacks an arista. In this it resembles six Neotropical species (Borgmeier 1969), in which this feature is characteristic of both sexes. The male antenna of *Tubicera* Schmitz is also elongated, but with a small apical arista (Fig. 33). However, its mesopleura are hairy, the palps are ovoid and the apical tube is higher than long (Coomer 1999). In the other species of *Pseudacteon* with elongated third antennal segments, sexual dimorphism of these antennae tends to involve at most only slight differences in size. Therefore, despite having no female, I am describing and naming this species as the unknown female is not likely to be confused with any other European species.

Male only known (Figs 31–32): Frons brown and with 2 supra-antennal bristles and 2–2–4–4 bristles plus 2 ocellars. *Pseudacteon* species typically have 2–4–4–4 frontal bristles, apart from the SA's and ocellars (Borgmeier 1963); the pre-ocellar row concave towards front. With 18–20 hairs plus 2 on ocellar triangle. Lowest ommatidia of eye distinctly larger than uppermost. Third antennal segment pale yellowish brown and as Fig. 31. Palps pale straw yellow with 4–5 small bristles, the almost apical being the strongest. Proboscis pale yellow with tip of glossa slightly darkened. Thorax brown and with chaetotaxy as *P. claridgei* (see above). Abdominal segment 1–6 as *P. claridgei* except T2–T6 are relatively longer and there are conspicuous hairs at rear of segment 6 below. Hypopygium brown, with a pale yellow anal tube that gradually darkens a little towards base, and as Fig. 32. Legs pale yellowish brown, the front pair being palest. Front basitarsus only slightly shorter than segment 5 (ratio 0.8–0.9 : 1). Mid tibia with a near-dorsal longitudinal hair palisade. Hairs below basal half of hind tibia only weakly differentiated from adjacent hairs of anterior face, but 3–5 hairs of anteroventral row of outer half are strongly differentiated. Wing 0.9 mm long. Costal index 0.35. Costal ratios 1.58 : 1. Costal cilia 0.04 mm long. Vein 4 (first thin vein) almost straight. Vein 7 very pale. With two axillary bristles. Haltere mainly brown.

Etymology: The name refers to the resemblance of the antennae to those of *Tubicera* Schmitz.

Material examined: Holotype male, Hungary, Lajos-fords, ex *Russula furcata* (Lambark ex Fries) Fries [a synonym of *R. heterophylla* (Fr.) Fr.], coll. 24 July, emerged 25 September 1967, A. Dely-Draskovits (UMZC – 21–127).

Natural history: The rearing of a single male from a fungus is unexpected. Perhaps a parasitised ant had taken refuge in a crevice in the fungus sporophore. Until an association with *Russula heterophylla* is confirmed by further records, I will favour this hypothesis.

Key to European *Pseudacteon*

1. Females 2
– Males 7

2. Third antennal segment tapered and lacking an arista (as Fig. 31) .... Hitherto unknown female of *tubiceroides* sp. n.
– Third antennal segment subglobose to pear shaped and arista present (e.g. Fig. 20) 3

3. Mid tibia with a near-dorsal longitudinal hair palisade, in basal half at least (e.g. Fig. 29), as on hind tibia (e.g. Fig. 1) 4
– Mid tibia without such a palisade [abdominal sternite 6 as Fig. 19. Palp as Fig. 21] .... *formicarum* (Verrall)

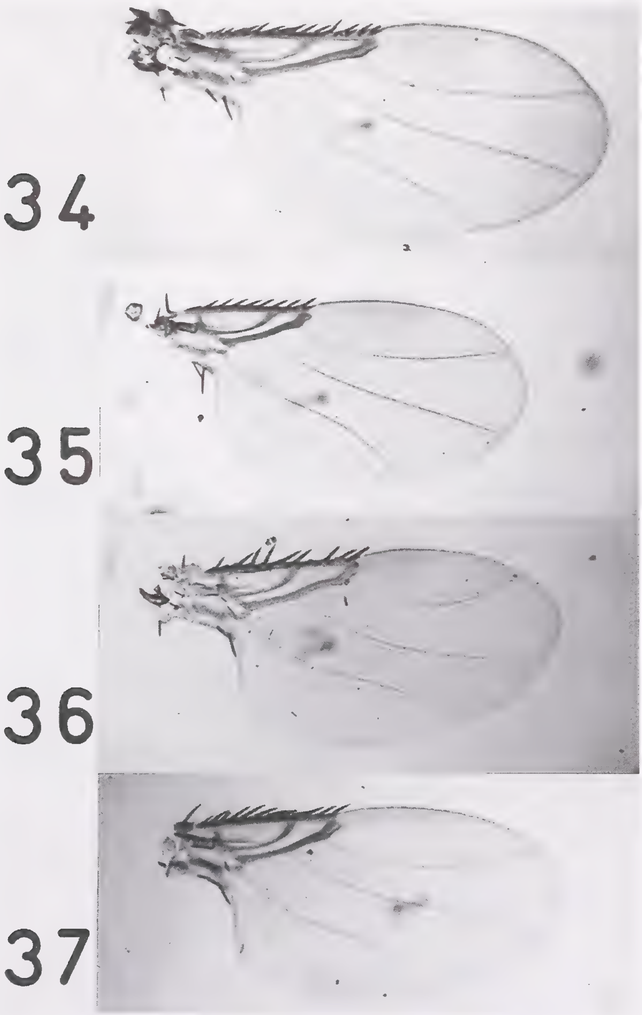
4. Palps variably enlarged but with weak, hair-like, bristles (Figs 2–3). Abdominal sternite 6 variably developed but when complete about two fifths as long as broad and with 6–8 differentiated bristles at rear margin (Fig. 4) .... *brevicauda* Schmitz
– Palps significantly smaller and frequently with stronger bristles. Sternite 6 otherwise 5

5. Near-dorsal longitudinal hair palisade of mid tibia extends two-thirds of length of latter, there being >20 modified hairs in this palisade. Abdominal sternite 6 with at least four long bristle-like hairs (Figs 9 and 14) 6

– This palisade typically about half, or less, of length of mid tibia, there being <20 modified hairs in this palisade (as Fig. 29). Abdominal sternite 6 with short hairs only (Fig. 25) .... *lundbecki* Schmitz

6. Wing as Fig. 35. Palps small with short hair-like bristles only (Fig. 10). Abdominal sternite 6 more clearly defined (Fig. 9) .... *claridgei* sp. n.
– Wing as Fig. 36. Palps larger with longer and more robust bristles, the apical one being strongly developed (Fig. 16). Abdominal sternite 6 less clearly developed (Fig. 14)........... .... putative female of *fennicus* Schmitz

7. Third antennal segment tapered and lacking an arista (Fig. 31) .... *tubiceroides* sp. n.
– Third antennal segment subglobose to pear shaped and arista present (e.g. Fig. 20) 8



Figs 34–37: *Pseudacteon*, right wings. 34 – *P. brevicauda* male, 35 – *P. claridgei* male, 36 – putative female of *P. fennicus*, 37 – *P. lundbecki* male.

8. Mid tibia with a near-dorsal longitudinal hair palisade, in basal half at least (Fig. 29), as on hind tibia (e.g. Fig. 1) 9
– Mid tibia without such a palisade. [Hypopygium as Fig. 22] .... *formicarum* (Verrall)

9. Vein 4 (first thin vein) more evenly curved at each end (Figs 36–37). Apical bristle of palp strongly differentiated and relatively long (Figs 17 and 26–28) 10
– Vein 4 more strongly curved forwards at base than at distal end (Figs 34–35). Apical bristle of palp less strongly differentiated and relatively short (Figs 6 and 11) 11

10. Near-dorsal longitudinal hair palisade of mid tibia extends about two thirds of the length of latter, there being >20 modified hairs in this palisade. Wing as Fig. 36. Hypopygium as Fig. 15 .... *fennicus* Schmitz
– This palisade typically not quite reaching middle of tibia, there being <20 modified hairs in this palisade (Fig. 29). Wing as Fig. 37. Hypopygium as Fig. 30 .... *lundbecki* Schmitz

11. Palps relatively small and with short, fine, bristles (Fig. 11). Hypopygium as Fig. 12. Wing as Fig. 35 .... *claridgei* sp. n.
– Palps variably but relatively larger and with longer bristles (Fig. 6). Hypopygium as Fig. 7. Wing as Fig. 34 .... *brevicauda* Schmitz

Acknowledgements

My work on Phoridae is currently funded by the Isaac Newton Trust (Trinity College, Cambridge). I am also grateful, for arranging the loan of specimens, to Dr Hans Ulrich (Museum Koenig, Bonn), to Dr John Ismay (Hope Entomological Collections, University Museum, Oxford), to Nigel Wyatt (Natural History Museum, London) and P. Vilkamaa (Zoological Museum, Helsinki).

Zusammenfassung

Europäische Arten von *Pseudacteon* Coquillett (1907) werden einer Revision unterzogen. Beschrieben werden *Pseudacteon claridgei* sp. n. aus Frankreich und *P. brevicauda* Schmitz aus Ungarn. *P. palpatus* Schmitz wird zum Synonym von *P. brevicauda* Schmitz und *P. lusitanus* Schmitz von *P. lundbecki* Schmitz. Ein neuer Schlüssel der europäischen Arten wird erstellt.

References

Borgmeier, T. (1963): Revision of the North American phorid flies. Part I. The Phorinae, Aenigmatiinae and Metopininae, except *Megaselia* (Diptera, Phoridae). – Studia Ent., Petropolis 6: 1–256.

Borgmeier, T. (1969): New or little-known Phorid flies, mainly of the Neotropical Region (Diptera, Phoridae). – Studia Ent., Petropolis 12: 33–132.

Coomer, R. P. C. (1999): A new species of *Tubicera* Schmitz, 1920 (Diptera: Phoridae) from Algeria. – Entomologist's Gaz. 50: 109–14.

Coquillett, D. W. (1907): A new phorid genus with horny ovipositor. – Canadian Entomologist 39: 207–8.

Disney, R. H. L. (1979): Natural history notes on some British Phoridae (Diptera) with comments on a changing picture. – Entomologist's Gaz. 30: 141–150.

Disney, R. H. L. (1983): Scuttle flies Diptera, Phoridae (except *Megaselia*). – Handbks Ident. British Insects, London 10(6): 1–81.

Disney, R. H. L. (1994): Scuttle Flies: The Phoridae. Chapman and Hall, London pp. xii + 467.

Donisthorpe, H. St. J. K. (1927): The Guests of British Ants. Their Habits and Life Histories. – Routledge, London, xxxiii + 244 pp.

Schmitz, H. (1924): Mitteilungen über allerlei Phoriden. No. 6–8. – Natuurhist. Maandblad 13: 138–143.

Schmitz, H. (1925): Eine neue Phoride, *Pseudacteon brevicauda* n. sp. – Societas Ent., Stuttgart 40: 23.

Schmitz, H. (1927): Revision der Phoridengattungen, mit Beschreibung neuer Gattungen und Arten. – Natuurhist. Maandblad 16: 30–39, 45–50, 59–68, 72–79, 92–100, 110–116, 128–132, 142–148, 164, 176.
Schmitz, H. (1938): Die ersten hundert Phoriden von Portugal. I. – Broteria 34: 163–79.
Verrall, G. H. (1877): Description of a new genus and species of Phoridae parasitic on ants. – J. Linn. Soc., Lond. 13: 258–260.

Dr R. Henry L. Disney, University of Cambridge, Department of Zoology, Downing Street, Cambridge, CB2 3 EJ, England.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 93–99	Bonn, Dezember 2000

A preliminary checklist of the freshwater fishes of the River Dong Nai, South Vietnam

Jörg Freyhof, Dmitri V. Serov & Nguyen Thi Nga

Abstract. 107 species of fish are recorded based on two surveys of the catchment area of the River Dong Nai (South Vietnam). Seven localities were visited in 1990 and another two in 1999. The ichthyofauna of the River Dong Nai is similar to that of the lower Mekong. No endemic species could be found in the Dong Nai up to now. *Glyptothorax laosensis*, *Glyptothorax* cf. *zainaensis*, *Hemimyzon papilio*, *Homaloptera smithi* and *Tetraodon barbatus* are recorded for the first time from Vietnam.

Key words. Ichthyofauna, Asia, Indochina, biodiversity.

Introduction

Large areas of mainland Southeast Asia are still not surveyed and our knowledge of fish distribution is still very incomplete (see Kottelat & Whitten 1996 for review). Vietnam is one of these areas, which was sampled only occasionally for most groups of freshwater fish. The river Dong Nai in southern Vietnam has its sources in the mountains of Da Lat and is the most important catchment in southern Vietnam beside the Mekong. With this major Southeast Asian River, the Dong Nai forms one deltaic area. Fishes from the Dong Nai were first studied by Sauvage (1880), who described *Hypsibarbus pierrei* and *Bangana pierrei* from the rapids in the Bien-Hoa Province. Later, Tirant (1884) examined a number of fish species from the surroundings of Saigon and described few of them as new (see Kottelat 1986 for discussion). The ichthyofauna of the Dong Nai was studied more intensively by Mai et al. (1992), who reported 130 species of fresh and brackish water fishes. However, Mai et al. (1992) lacked comparative material and, therefore, many identifications are questionable. During two surveys on the fish fauna of Vietnam, material of 107 species was obtained. The major part of the collection is stored in the Vietnamese-Russian Science and Technological Tropical Center, Ho Chi Minh City. Voucher specimens of all species were deposited in the collections of the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig (ZFMK). The aim of this paper is to make this material available for further biodiversity studies.

Study area

During the years 1990 and 1999 nine different areas in the catchment of the River Dong Nai have been visited. The time and intensity of sampling was very heterogeneous and in all sampling stations, a number of different habitats and nearby localities were lumped together. Therefore, a correlation of fish species to habitats and ecological conditions is not possible. The stations sampled are:

1. Nature Reserve Xuen Moc, small streams and estuaries, Dong Nai Province at 10° 33' N; 107° 25' E; D. V. Serov; May 1990.

2. Sai Gon River near Thu Duc, large lowland river, Dong Nai Province at 10° 49' N; 106° 45' E; D. V. Serov; February–April 1990, July–October 1990.
3. Vam Co Dong River near Chau Thanh village, medium sized lowland river, Tay Ninh Province at 11E 18' N; 106E 00' E; D. V. Serov; December 1990, March 1991.
4. Dau Tieng Dam Lake at Sai Gon River, very shallow reservoir about 25 x 5 km, Tay Ninh Province at 11° 29' N; 106° 14' E; September–October 1990, D. V. Serov; December 1990.
5. Tri An Dam Lake at Dong Nai River, shallow reservoir about 20 x 18 km, Dong Nai Province at 11° 10' N; 107° 09' E; D. V. Serov; November 1990.
6. Ma Da River near Rang Rang Village, small lowland river, Dong Nai Province at 11° 23' N; 107° 32' E; D. V. Serov; February–March 1990, August 1990.
7. Dong Nai River at Nam Cat Tien Nature Reserve, large lowland river, Dong Nai Province at 11° 34' N; 107° 20' E; D. V. Serov; March–April 1990, December 1990.
8. Da Dung River, small mountain streams, Lam Dong Province at 11° 45' N; 108° 24' E; J. Freyhof & D. V. Serov; January 1999.
9. Dai Tan River, small mountain streams, Lam Dong Province at 11° 47' N; 108° 19' E; J. Freyhof & D. V. Serov; January 1999.

Methods

Fish were caught by beach seines, gill nets, lift-nets, dip-nets and the portable electroshocker DEKA 3000 and fixed directly in 5% formaldehyde. Because of the different structure of habitats and the heterogeneous availability of sampling equipment, the catch efforts were very heterogeneous. Determination follows in most cases Rainboth (1996) and Smith (1945). Nomenclature of most species names follows Kottelat (1998) or Eschmeyer (1998).

Results

The following 107 species out of 30 families are recorded:

Notopteridae
Notopterus notopterus (Pallas, 1769). – Records from localities 2, 3, 5, 6, 7; not preserved.

Engraulidae
Lycothrissa crocodilus (Bleeker, 1851). – Records from localities 2, 3; ZFMK 194357.

Cyprinidae
Barbonymus gonionotus (Bleeker, 1850). – Records from localities 2, 7; ZFMK 18884.
Barbonymus schwanenfeldii (Bleeker, 1853). – Records from locality 7; ZFMK 18964–18967.
Barilius koratensis (Smith, 1931). – Records from localities 6, 7; ZFMK 18926, 18927, 18939–18942.
Brachydanio albolineatus (Blyth, 1860). – Records from localities 1, 6, 7; not preserved.
Chela laubuca (Hamilton, 1822). – Records from localities 6, 7; ZFMK 18866–18880.
Cirrhinus molitorella (Valenciennes in Cuv. & Val., 1844). – Records from localities 5, 7; ZFMK 18856, 18857. The determination follows Roberts (1997).
Cosmochilus harmandi Sauvage, 1878. – Records from localities 5, 7; ZFMK 19256.
Crossocheilus reticulatus Fowler, 1934. – Records from locality 7; ZFMK 18881–18883.
Cyclocheilichthys apogon (Valenciennes, 1842). – Records from localities 3, 4, 7; ZFMK 19266–19275.
Cyclocheilichthys armatus (Valenciennes, 1842). – Records from locality 5; ZFMK 18918.
Esomus metallicus Ahl, 1924. – Records from localities 2, 4, 5, 6, 7; ZFMK 18904–18917.
Garra cambodgiensis (Tirant, 1884). – Records from localities 7, 8, 9; ZFMK 19252–19264, 21406, 21451.
Garra cf. *orientalis* Nichols, 1925. – Records from locality 9; ZFMK 21452–21454. This species could not be identified. The state of taxonomy in Indochinese *Garra* seems to be far from settled. Our *Garra* sp. belongs to the *Garra orientalis*-group and will be studied in the near future.
Hampala macrolepidota van Hasselt, 1823. – Records from localities 2, 3, 4, 5, 6, 7; ZFMK 18983–18990.

Hypsibarbus pierrei (Sauvage, 1880). – Records from locality 7; ZFMK 19069–19072.
Hypsibarbus malcolmi (Smith, 1945). – Records from locality 7; ZFMK 19420–19426.
Labiobarbus leptocheila (Valenciennes in Cuv. & Val., 1842). – Records from locality 7; ZFMK 18975, 18976.
Labiobarbus spilopleura Smith, 1934. – Records from localities 3, 4; ZFMK 18968–18974. The taxonomy of *Labiobarbus* follows Roberts (1993).
Lobocheilos melanotaenia (Fowler, 1935). – Records from locality 7; ZFMK 18977.
Lobocheilos rhabdoura (Fowler, 1934). – Records from locality 7; ZFMK 18895.
Morulius chrysophekadion (Bleeker, 1850). – Records from localities 5, 7; ZFMK 19283–19285.
Mystacoleucus marginatus (Valenciennes, 1842). – Records from localities 6, 8; ZFMK 19286–19293.
Osteochilus hasselti (Valenciennes, 1842). – Records from localities 2, 3, 4, 5, 6, 7; ZFMK 18833–18843.
Osteochilus lini Fowler, 1935. – Records from locality 5; not preserved.
Osteochilus melanopleurus (Bleeker, 1852). – Records from localities 3, 4; ZFMK 18858, 18859.
Osteochilus waandersi (Bleeker, 1852). – Records from locality 7; ZFMK 18890–18894.
Paralaubuca typus Bleeker, 1865. – Records from locality 3; ZFMK 19437, 19438.
Poropuntius sp. 1. – Records from localities 5, 6, 7; ZFMK 18924, 18925.
Poropuntius sp. 2. – Records from localities 8, 9; ZFMK 21455–21504. The taxonomy of Indochinese *Poropuntius* is confusing; Roberts (1998c), without examining the types, identified one species as *Poropuntius deauratus* but Kottelat (1998) identified the same species as *Poropuntius laoensis*. Our *Poropuntius* sp. 1 represents this species. Following Roberts (1998c), *Poropuntius* sp. 2 should be considered conspecific with *Poropuntius kontumensis*, described from the Bien Lake north of Pleiku. The original material from Bien Lake is lost. Considering the description of *Poropuntius kontumensis*, it seems unlikely, that it is conspecific with the species from the headwaters of the Dong Nai. Fresh material is needed to clarify this problem.
Puntioplites proctozystron (Bleeker, 1865). – Records from localities 3, 7; ZFMK 18952–18956.
Puntius aurotaeniatus (Tirant, 1885). – Records from locality 5; ZFMK 18919–18923.
Puntius rhombeus Kottelat, 2000. – Records from localities 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9; ZFMK 18844–18855, 21505–21510.
Puntius brevis (Bleeker, 1850). – Records from localities 1, 2, 4, 5, 6, 7; ZFMK 18860–18865.
Puntius jacobusboehlkei (Fowler, 1858). – Records from locality 7; ZFMK 18978. Taxonomy of this species follows Kottelat (1998).
Puntius partipentazona (Fowler, 1934). – Records from locality 4; ZFMK 19414, 19415.
Rasbora aurotaenia Tirant, 1885. – Records from localities 2, 6, 7; ZFMK 18896–18903.
Rasbora borapetensis Smith, 1934. – Records from locality 4; ZFMK 19350–19378.
Rasbora daniconius (Hamilton, 1822). – Records from locality 7; ZFMK 18928–18938.
Rasbora paviei Tirant, 1885. – Records from localities 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9; ZFMK 18885–18889, 19308–19315, 21511–21544.

Gyrinocheilidae
Gyrinocheilus aymonieri (Tirant, 1884). – Records from locality 7; not preserved.

Balitoridae
Annamia normani (Hora, 1931). – Records from localities 8, 9; ZFMK 21544–21666.
Hemimyzon papilio Kottelat, 1998. – Records from locality 9; ZFMK 21667–21702.
Homaloptera smithi Hora, 1932. – Records from locality 9; ZFMK 21703–21712.
Nemacheilus platiceps Kottelat, 1990. – Records from localities 1, 7; ZFMK 19175–19210.
Nemacheilus pallidus Kottelat, 1990. – Records from locality 7; ZFMK 19396, 19397.
Schistura sp. 1. – Records from localities 8, 9; ZFMK 23641–23652.
Schistura sp. 2. – Records from localities 8, 9; ZFMK 23580–23640. The material of *Schistura* is under study.

Cobitidae
Botia beauforti Smith, 1931. – Records from locality 7; ZFMK 19233–19240.
Botia eos Taki, 1972. – Records from locality 7; ZFMK 19419.
Botia morleti Tirant, 1885. – Records from locality 7; ZFMK 19241–19247.
Lepidocephalichthys hasselti (Valenciennes, 1846). – Records from localities 5, 6, 7; ZFMK 19140–19171.
Misgurnus anguillicaudatus (Cantor, 1842). – Records from locality 9; ZFMK 21713.

Bagridae
Mystus gulio (Hamilton, 1822). – Records from locality 6; ZFMK 19106–19108.
Mystus mysticeus Roberts, 1992. – Records from locality 7; ZFMK 19385–19386.
Mystus singaringan (Bleeker, 1846). – Records from localities 3, 4, 5, 7; ZFMK 19093–19099.
Pseudomystus siamensis Regan, 1913. – Records from localities 4, 7; ZFMK 19405, 19406.

Siluridae
Kryptopterus cheveyi Durand, 1940. – Records from localities 3, 5; ZFMK 19100–19105.
Micronema bleekeri (Günther, 1864). – Records from locality 7; ZFMK 19092.
Ompok bimaculatus (Bloch, 1794). – Records from localities 2, 4, 5, 6, 7; ZFMK 19085–19091.
Wallago attu (Bloch & Schneider, 1801). – Records from locality 4; ZFMK 19416, 19417.

Schilbeidae
Laides hexanema (Bleeker, 1852). – Records from locality 7; ZFMK 19067, 19068.

Pangasiidae
Pangasius pleurotaenia Sauvage, 1878. – Records from locality 7; ZFMK 19073–19075.

Sisoridae
Bagarius bagarius (Hamilton, 1822). – Records from localities 5, 7; ZFMK 19066.
Glyptothorax laosensis Fowler, 1934. – Records from localities 8, 9; ZFMK 21714–21755.
Glyptothorax cf. *zainaensis* Wu, He & Chu, 1981. – Records from localities 8, 9; ZFMK 21756–21776.

Clariidae
Clarias batrachus (Linnaeus, 1758). – Records from localities 2, 5, 6, 7; ZFMK 19349.
Clarias macrocephalus Guenther, 1864. – Records from localities 2, 4, 5; not preserved.

Adrianichthyidae
Oryzias haugiangensis Roberts, 1998. – Records from localities 1, 2; ZFMK 19137–19138. Determination follows Roberts (1998b).

Poeciliidae
Gambusia holbrooki (Girard 1859). – Records from locality 9; ZFMK 21785–21788.
Poecilia reticulata Peters, 1860. – Records from locality 9; ZFMK 21784.

Belonidae
Xenentodon cancila (Hamilton, 1822). – Records from localities 3, 4; ZFMK 19344–19348.

Hemiramphidae
Dermogenys siamensis Fowler, 1934. – Records from localities 1, 2, 5, 6; ZFMK 19121–19125.
Zenarchoterus sp. – Records from localities 3, 7; ZFMK 19418.

Aplocheilidae
Aplocheilus panchax (Hamilton, 1822). – Records from localities 1, 2; ZFMK 19117–19120.

Syngnathidae
Doryichthys boaja (Bleeker, 1851). – Records from localities 3, 4; ZFMK 19321–19329.

Synbranchidae
Monopterus albus (Zuiew, 1787). – Records from localities 2, 5, 6, 8; ZFMK 19330.

Mastacembelidae

Macrognathus semiocellatus Roberts, 1986. – Records from locality 5; ZFMK 19398. Taxonomy follows Kottelat (1998).

Macrognathus siamensis (Günther, 1861). - Records from localities 4, 5; ZFMK 19316 - 19320.

Chandidae

Ambassis cf. *buruensis* Bleeker, 1856. – Records from locality 4; ZFMK 19172–19174.

Parambassis wolffii (Bleeker, 1851). – Records from locality 3; ZFMK 18991–18997.

Parambassis siamensis (Fowler, 1937). – Records from localities 2, 4, 5, 6, 7; ZFMK 19031–19065. The determination and nomenclature follows Roberts (1994).

Datnoidae

*Datnoides pulcher (*Kottelat, 1998). – Records from locality 3; ZFMK 19135.

Nandidae

Nandus oxyrhynchus Ng, Vidthayanon & Ng, 1996. – Records from locality 3; not preserved. This nandine perch could not be determined, because the material got lost. Following the distribution data given by Ng et al. (1996), it should be this species.

Pristolepidae

Pristolepis fasciata (Bleeker, 1851). – Records from localities 2, 4, 5, 6, 7; ZFMK 19004–19012.

Gobiidae

Brachygobius sua (Smith, 1931). – Records from locality 2; ZFMK 19213–19218.

Eleotris fusca (Schneider & Forster, 1801). – Records from locality 2; ZFMK 19342, 19343.

Glossogobius giuris (Hamilton, 1822). – Records from localities 1, 2, 3; ZFMK 19013, 19014.

Gobiopterus chuno (Hamilton, 1822). – Records from locality 2; ZFMK 19227, 19228.

Oxyeleotris marmorata (Bleeker, 1852). – Records from localities 2, 5; ZFMK 19407, 19408.

Oxyeleotris siamensis (Gunther, 1861). – Records from localities 2, 5; ZFMK 19387–19395.

Periophthalmodon schlosseri (Pallas, 1770). – Records from localities 1, 2; ZFMK 19427–19434.

Rhinogobius ocellatus (Fowler, 1937). – Records from localities 1, 2, 7; ZFMK 19132–19134.

Anabantidae

Anabas testudineus (Bloch, 1792). – Records from localities 1, 2, 4, 5, 7, 9; ZFMK 19002, 19003, 21777.

Helostomatidae

Helostoma temmincki Cuvier, 1831. – Records from locality 2; ZFMK 18998.

Osphronemidae

Macropodus opercularis (Linnaeus, 1758). – Records from locality 9; ZFMK 21780.

Trichogaster microlepis (Gunther, 1861). – Records from locality 3; ZFMK 19000, 19001.

Trichogaster pectoralis (Regan, 1910). – Records from locality 2; ZFMK 18999.

Trichogaster trichopterus (Pallas, 1770). – Records from localities 1, 2, 4, 5, 6, 7, 8; ZFMK 19015–19025, 21781.

Trichopsis vittata (Cuvier, 1831). – Records from localities 2, 4, 5, 6; ZFMK 19126–19131.

Channidae

Channa gachua Hamilton, 1822. – Records from localities 1, 2, 4, 5, 6, 7, 9; ZFMK 19026–19030, 21782–21783.

Channa micropeltes (Cuvier, 1831). – Records from localities 2, 4, 7; ZFMK 19112–19116.

Channa striata (Bloch, 1793). – Records from localities 2, 5; ZFMK 19534.

Tetraodontidae

Tetraodon barbatus Roberts, 1998. – Records from localities 1, 5; ZFMK 19340, 19341.

Tetraodon fangi Pellegrin & Chevey, 1940. – Records from locality 5; ZFMK 19436.

Tetraodon cambodginensis Chabanaud, 1923. – Records from locality 5; ZFMK 19136. Nomenclature and identification of pufferfishes follows Dekkers (1975). The specimen keying out as *T. leiurus* Bleeker, 1851 correspond to *T. barbatus* described by Roberts (1998a).

Discussion

Because of the lack of comparison material and taxonomic problems in the study published by Mai et al. (1992), it is difficult to give a complete list of the fish species known from the Dong Nai. The following examination of the species number of the Dong Nai has therefore to be considered as preliminary. Mai et al. (1992) reported 130 species, from which about 18 were typical estuarine (Ariidae, Cynoglossidae, Sparidae, Synbranchidae, Polynemidae, Plotosidae, Tetraodontidae). Because of the choice of sampling localities, in this study, only two estuarine species (*Lycothrissa crocodilus*, *Periophthalmodon schlosseri*) were obtained. From the 112 freshwater species recorded by Mai et al. (1992), 54 (48.2%) were not found during the recent study. From the 105 pure freshwater species found in this study, 47 (44.8%) were not recorded from the Dong Nai by Mai et al. (1992). This difference might originate from different methods used in different habitats, or from poor identifications. Including the estuarine species, the new study adds 47 freshwater and 2 estuarine species to the ichthyofauna of the Dong Nai and therefore 179 species are recorded. Concerning the high amount of first records from the Dong Nai, it seems very likely that this river is inhabited by more than 200 different species. During this study, some species could be recorded the first time for Vietnam (*Glyptothorax laosensis*, *Glyptothorax* cf. *zainaensis, Hemimyzon papilio*, *Homaloptera smithi*, *Tetraodon barbatus*) or their known range could be expanded notably to the south (*Macropodus opercularis*, *Misgurnus anguillicaudatus*). It could not be ruled out, that *Macropodus opercularis*, *Misgurnus anguillicaudatus* are introduced into the Dong Nai. The Dong Nai ichthyofauna is obviously less diverse but related to the fauna of the lower Mekong with which the Dong Nai has many connections in the delta area. Workman (1975) postulated, that the River Dong Nai was a tributary of the lower Mekong during glacial times. Even in this study, no species could be found to be endemic to the Dong Nai.

Acknowledgments

It is a pleasure to thank the Volkswagenstiftung and the Deutsche Forschungsgemeinschaft (DFG) for the financial support of this study.

Zusammenfassung

Während zweier Untersuchungen in den Jahren 1990 und 1999 wurden an zusammen neun Probestellen im Flussgebiet des Dong Nai in Süd-Vietnam insgesamt 107 verschiedene Fischarten nachgewiesen. Die Fauna des Dong Nai ist der des unteren Mekong sehr ähnlich; endemische Arten konnten im Dong Nai bisher nicht gefunden werden. *Glyptothorax laosensis*, *Glyptothorax* cf. *zainaensis, Hemimyzon papilio*, *Homaloptera smithi* und *Tetraodon barbatus* werden erstmals für Vietnam gemeldet.

References

Dekkers, W. J. (1975): Review of the Asiatic freshwater puffers of the genus *Tetraodon* Linnaeus, 1758 (Pisces, Tetraodontiformes, Tetraodontidae). – Bijdr. Dierk. 45: 87–142.

Eschmeyer, W. N. (1998): Catalog of fishes. – California Academy of Sciences, San Francisco, 2905 pp.

Kottelat, M. (1986): A review of the nominal species of fishes described by G. Tirant. – Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon 24: 5–24.

Kottelat, M. (1989): Zoogeography of the fishes from Indochinese inland waters with an annotated check-list. – Bull. Zool. Mus. Univ. Amsterdam 12: 1–54.

Kottelat M. (1998): Fishes of the Nam Theun and Xe Bangfai basins, Laos, with diagnoses of twenty-two new species (Teleostei: Cyprinidae, Balitoridae, Cobitidae, Coiidae and Odontobutidae). – Ichthyol. Explor. Freshwaters 9: 1–128.

Kottelat, M. & T. Whitten (1996): Freshwater biodiversity in Asia with special reference to fish. – World Bank Technical Paper, 343: 1–59.

Mai, D. Y., N. V. Trong & N. V. Thien (1992): Dinh loai ca loai ca nuoc ngot Nam Bo. – Ha Noi, 350 pp.

Ng, H. H., C. Vidthayanon & K. L. Ng (1996): *Nandus oxyrhynchus*, a new species of leaf fish (Teleostei: Nandidae) from the Mekong Basin. – Raffles Bull. Zool. 44: 11–19.

Rainboth, W. J. (1996): Fishes of the Cambodian Mekong. – FAO, Rome, 265 pp.

Roberts, T. R. (1993): Systematic revision of the Southeast Asian cyprinid genus *Labiobarbus* (Teleostei: Cyprinidae). – Raffles Bull. Zool. 41: 315–329.

Roberts, T. R. (1994): Systematic revision of tropical asian freshwater glassperches (Ambassidae), with descriptions of three new species. – Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 42: 263–290.

Roberts, T. R. (1997): Systematic revision of the tropical Asian Labeoin cyprinid fish genus *Cirrhinus*, with descriptions of new species and biological observations of *C. lobatus*. – Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 45: 171–203.

Roberts, T. R. (1998a): Freshwater fugu or pufferfishes of the genus *Tetraodon* from the Mekong basin, with descriptions of two new species. – Ichthyol. Res. 45: 225–234.

Roberts, T. R. (1998b): Systematic observations of the tropical asian medakas of ricefishes of the genus *Oryzias*, with descriptions of four new species. – Ichthyol. Res. 45: 213–224.

Roberts, T. R. (1998c): Review of the tropical asian cyprinid fish genus *Poropuntius*, with descriptions of new species and trophic morphs. – Nat. Hist. Bull. Siam Soc. 46: 105–135.

Sauvage, M. H. E. (1880): Notice sur quelques poissons de l'Ile Campell et de l'Indo-Chine. – Bull. Soc. Philom. Paris Ser. 8, 4: 228–233.

Smith, H. M. (1945): The freshwater fishes of Siam or Thailand. – Bull. U. S. Nat. Mus. 188: 1–622.

Tirant, G. (1884): Note sur quelques espèces de poissons des montagnes de Samrong-Tong (Cambodge). – Bull. Soc. Etudes Indoch. 167–173.

Workman, D. R. (1975): Tectonic evolution of Indochina. – J. Geol. Soc. Thailand 5: 281–286.

Jörg Freyhof, Institut für Gewässerökologie und Binnenfischerei, Müggelseedamm 3–10, 12561 Berlin, Germany, e-mail <freyhof@igb-berlin.de> – Dmitri V. Serov, Russian Academy of Science, Institute of Ecology and Evolution, Leninsky prosp. 33, 117071 Moscow, Russia. e-mail <dr.d.v.serov@mtu-net.ru> – Nguyen Thi Nga, Vietnamese-Russian Science and Technological Tropical Center, No. 3, 3/2 Street – 10th Dist., Ho Chi Minh City, Vietnam.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 101–114	Bonn, Dezember 2000

Notes on the mammal fauna of the southern part of the Republic of Mali, West Africa

Holger Meinig

Abstract. During two short surveys the mammalian fauna of the southern part of the Republic of Mali (West Africa) in the sub-Sahelian belt was investigated. 46 species were recorded altogether. At least nine of them (*Crocidura lamottei*, *Chaerephon pumila*, *Scotophilus leucogaster*, *Eptesicus rendalli*, *Rhinolophus fumigatus*, *Nycteris macrotis*, *Rattus norvegicus*, *Acomys cineraceus*, *Steatomys caurinus*) are first records for the country. One other species is documented for the second time (*Tatera* cf. *kempi*), one for the third time (*Crocidura lusitania*). The known range of *Gerbillus* cf. *gerbillus* in Mali was extended further to the south. *Rattus norvegicus* was found for the first time in mainland Africa; formerly it was only known to occur in harbour towns. The most common rodent in the area was a yet unidentified form of *Mastomys*. By morphological characters the species is close to *Mastomys natalensis* and not to *M. erythroleucus*, a name applied by many authors. The commensal small mammal coenoses of some larger towns (Mopti, Djenné, Ségou, Bamako) are compared.

Key words. Mali, West Africa, mammals, distribution, morphology, Insectivora, Chiroptera, Primates, Carnivora, Hyracoidea, Artiodactyla, Rodentia, Lagomorpha.

Introduction

Mali has been part of French West Africa until 1960 but its mammalian fauna is still poorly known. Only some general works like Dekeyser (1955) or Happold (1973) without particular items on finding sites or works on very small geograpic areas (e.g. Wilson 1987) are available. During two short surveys from 14 December 1993 to 25 January 1994 and from 23 January 1995 to 27 February 1995 the author investigated the mammalian fauna of the southern part of Mali.

Material and methods

Information on mammals was obtained by snap-trapping, by collecting roadkills and other animals found dead, by purchase from local hunters and also by collecting owl-pellets.

The visited localities (Fig. 1 and gazetteer) are situated in the sub-Sahelian belt with a vegetation of moist or wooded savannah, the banks of the rivers Niger and Bani are overgrown with gallery forests. The localities Kita and Bamako are in an area with dense tree-savannah, dominated by *Adansonia digitata, Kaya senegalensis* and *Bombax costatum.* The natural plant cover of the localities Ségou, Bla and Bandiagara is a light tree-savannah with *Adansonia digitata, Butyro spermumpakii, Acacia albida, Lannea acida, Terminalia macroptera* and *Andropogon* grass communities. Most landscapes are affected by intensive agricultural use. Millet and cotton are the dominant crops, in the area of the inland delta of the river Niger rice is being cultivated as well.

Annual precipitation varies between 1200 mm in the south (Kita) and 500 mm in the north (Plateau de Bandiagara). The main part of the rain falls during the months June to September. During the dry period in winter hardly any rainfall occurs. The mean annual temperature is between 25° and 29°C. The highest temperatures are recorded in May with nearly 40°C, the lowest during the dry period in winter (December and January), they lie between 6° and 10°C (all data from Barth 1986).

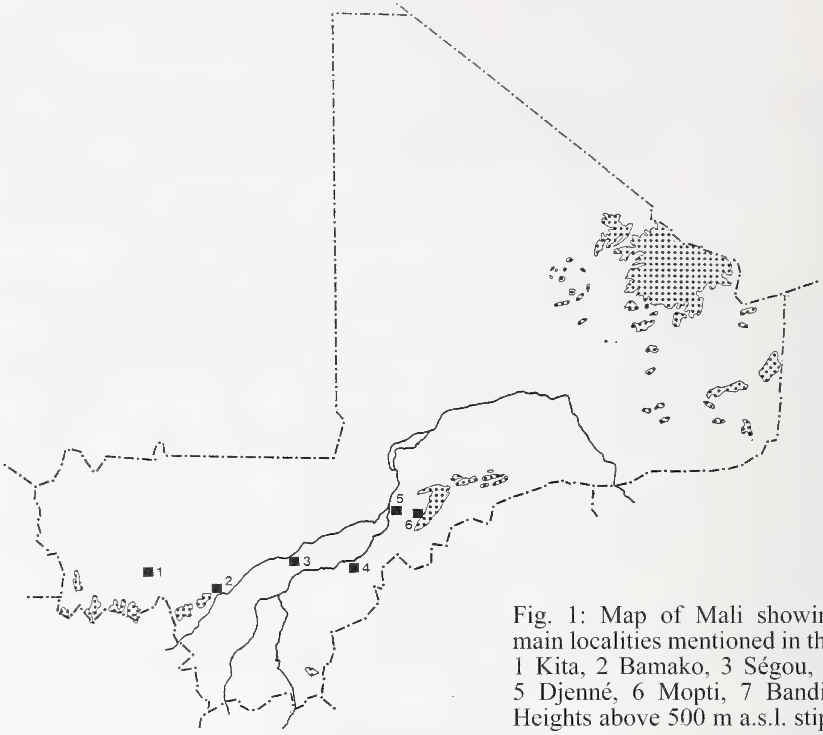


Fig. 1: Map of Mali showing the main localities mentioned in the text. 1 Kita, 2 Bamako, 3 Ségou, 4 Bla, 5 Djenné, 6 Mopti, 7 Bandiagara. Heights above 500 m a.s.l. stippled.

Gazetteer

Kita	13° 02' N, 9° 29' W
Bamako	12° 39' N, 7° 58' W
Ségou	13° 26' N, 6° 15' W
river Bani between Ségou and Bla	13° 12' N, 5° 54' W
Bla	12° 56' N, 5° 45' W
Dogulu, Arrdt. Bla	12° 55' N, 5° 38' W
Kemeni, Arrdt. Bla	12° 58' N, 5° 33' W
Wakoro, Arrdt. Bla	12° 56' N, 5° 39' W
Yamena, Arrdt. Bla	12° 57' N, 5° 45' W
Djenné	13° 54' N, 4° 33' W
Bandiagara	14° 20' N, 3° 36' W
Ireli, Arrdt. Bandiagara	14° 34' N, 3° 15' W
Kani-Kombole, Arrdt. Bandiagara	14° 08' N, 3° 35' W
Kema, Arrdt. Bandiagara	14° 25' N, 3° 49' W
Nombori, Arrdt. Bandiagara	14° 20' N, 3° 24' W
Teli, Arrdt. Bandiagara	14° 32' N, 3° 14' W
Tireli, Arrdt. Bandiagara	14° 23' N, 3° 21' W

In 1993 the rain-season brought normal precipitation. In 1994 nearly the double was measured (e.g. in Bla 1080 mm to the normal 650 mm, M. Schinke pers. comm.). In 1993/94 the river Yameé in Bandiagara was dry except for some little ditches. In 1995 the river was flowing permanently with a height of 20 to 40 cm. In 1994 harvests were very good. As a consequence, the densities of Insectivora, bats and rodents were much higher than during the first survey. In many species, e.g. *Crocidura olivieri,* reproduction took place even during the winter. While during the first survey it was hardly possible to catch specimens, many animals were observed alive or slayed in the streets of larger cities in 1995 (for the influence of high precipitation on small mammal populations in the Sahel see Hubert & Adam 1983, 1985, and Leirs 1995).

Body measurements were taken in the field and noted in mm, body mass was measured by a digital balance to the nearest gram. Skull measurements were taken with a digital calliper (Mitutoyo digimatic) to the nearest 0.01 mm. Voucher specimens will be deposited in the collection of the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK).

The nomenclature follows Wilson & Reeder (1993).

Abbreviations used in the text: Arrdt. = Arrondissement; CB = condylobasal-length; CH = coronoid height; CL = Crown-rump length; E = ear; FA = forearm; HB = head and body length; HF = hindfoot; I^1-M^2 = length of upper toothrow, alveolar; I_1-M_3 = length of lower toothrow, alveolar; IoC = interorbital constriction; M^1L = length of first upper molar; MxT = maxillary tooth row; NL = nasalia length; RBr = rostrum breadth; SHC = skull height with sagittal crest; T = tail; Th = thumb; TLM = total mandible length, infradentale to processus condyloideus; Tr = Tragus; W = weight; ZBr = zygomatic breadth.

Results

Notes on the species observed or collected

Two series of barn owl (*Tyto alba*) pellets were collected from a hollow baobab-tree (*Adansonia digitata*) near Kemeni, Arrdt. Bla (Tab. 1). The place seemed to be used by the owl during the dry season only. No nest could be detected and a control during the wet season brought no results (E. Schinke, pers. comm.). A pellet of an unspecified owl was found in the Falaise de Bandiagara.

Table 1: Contents of two series of barn owl (*Tyto alba*) pellets from Kemeni, Arrdt. Bla.

Spezies	19. 01. 94	%	04. 02. 95	%
Crocidura fuscomurina	2	1,59	10	7,81
Crocidura lamottei	4	3,17	6	4,69
Crocidura lusitania	14	11,11	2	1,56
Crocidura nanilla	–	0	1	0,78
Tatera guineae	1	0,79	3	2,34
Taterillus cf. *pygargus*	10	7,94	8	6,25
Mus (*Nannomys*) *haussa*	45	35,71	41	32,03
Mastomys sp.	41	32,54	53	41,41
Myomys daltoni	9	7,14	2	1,56
Steatomys caurinus	–	0	2	1,56
Totals	126	100	128	100

Insectivora: Erinaceidae

Atelerix albiventris (Wagner, 1841)

The only hedgehog species observed in the southern part of Mali. Seems to be very common and is occasionally eaten by locals. Two animals were collected on 22 December 1993 in Bandiagara (no. 1516–17). Further observations were made near Yamena (18 January 1994) and Wakoro (21 January 1994), both Arrdt. Bla, and in Bla (18 February 1995). Remains of the white-bellied hedgehog occurred frequently in the garbage heaps in Djenné during both periods.

Measurements (no. 1516 ♂, 1517 ♂): HB: 151, 163; T: 16.0, 11.5; HF: 26.0, 24.0; E: 25.0, 23.0; W: 204, 296; CB: 38.4, 39.8.

Insectivora: Soricidae

Crocidura olivieri (Lesson, 1827)
In 1993/94 in spite of intensive trapping only two old males were collected in Bamako on the banks of the Niger. In 1995 densities were much higher (Tab. 2). At least three age classes could be differentiated. In Djenné in 1994 only an old mummy was found. In 1995 many animals were observed and found slayed in the streets. One animal was found in Ségou on 22 February 1995 (no. 1818). All animals were of the *manni* colour type.

Table 2: Measurements of *Crocidura olivieri* from Bamako (January and February 1995).

Col. No.	HB	T	HF	E	W	CB	sex
1838	122	78.0	22.0	12.0	36	31.7	♂
1839	152	94.0	22.3	15.0	76	32.7	♂
1840	93,5	53.0	18.2	8.0	9	26.8	♂
1960	140	79.0	20.0	11.0	53	31.7	♀
1961	143	86.0	20.3	14.0	61	32.1	♂
1964	138	87.0	21.2	15.0	61	–	♀
1974	149	80.0	21.0	11.0	44	–	♂
1975	123	75.0	20.0	12.0	42	–	♀
1977	125	80.0	21.5	13.0	40	30.9	♂
1978	107	66.0	20.0	15.0	23	28.8	♂

Crocidura nanilla (Thomas, 1909)
A single specimen in owl pellets from Kemeni, Arrdt. Bla, in 1995 (Tab. 1). The mummy of a young animal was collected on 6 January 1994 in the garden of the National Museum, Bamako.

Crocidura lamottei (Heim de Balsac, 1968)
The species was only found in the owl pellets from Kemeni, Arrdt. Bla (Tab. 1). New record for Mali (see Hutterer 1986).

Crocidura fuscomurina (Heuglin, 1865)
The species was only found in the owl pellets from Kemeni, Arrdt. Bla (Tab. 1).

Crocidura lusitania (Dollmann, 1915)
Only found in the owl pellets from Kemeni, Arrdt. Bla (Tab. 1). Third record from Mali (see Hutterer 1986, Wilson 1987, Sidiyène 1989).

Chiroptera: Pteropodidae

Eidolon helvum (Kerr, 1792)
In January 1994 a colony of ca. 2000 animals lived in Bamako between the Grand Hotel and the railway station in high trees in private gardens. In February 1995 this place was nearly empty. Small colonies were observed near the Niger in the area of the building of the West African Central Bank. A female was collected as a roadkill (13 January 1994) (no. 1471). Measurements: HB: 161, T: 14, E: 28.5, FA: 120, Th: 26, CB 55.7, ZBr: 32.0. Another animal (no. 1781) was found as a mummy (26 February 1995); CB: 55.7, ZBr: 33.5.

Micropterus pusillus (Peters, 1867)
One male (no. 1496) was netted on 11 January 1994 over a small pond in Kita under Mango trees. The species occurred together with *Epomophorus gambianus*, *Scotophilus leucogaster* and *Rhinolophus fumigatus*. Measurements: HB: 89, E: 16.3, FA: 52, T: 12.7, CB: 27.80, ZBr: 18.70.

Epomophorus gambianus (Ogilby, 1835)
This widespread species was very common in Kita (no. 1527–28, 1532–33) and along the Niger in Bamako (no. 1474). Further north no observations were made (Tab. 3).

Table 3: Measurements of *Epomophorus gambianus*.

Col. No.	HB	E	FA	T	CB	ZBr	sex
1474	152	24.0	80.5	21.7	49.3	26.2	♀
1527	138	21.7	77.5	20.0	47.6	23.8	♂
1528	141	23.0	86.7	21.0	55.5	27.2	♂
1532	157	23.0	85.0	18.8	55.1	26.2	♂
1533	142	24.5	83.0	16.0	53.0	25.3	♂

Chiroptera: Molossidae

Chaerephon pumila (Cretzschmar, 1826)
In both years animals were collected only over a clay (banko) ditch near Wakoro, Arrdt. Bla (Tab. 4). In 1993/94 the species occurred together with *Chaerephon major*, in 1995 also *C.* cf. *nigeriae*, *Scotophilus leucogaster* and *Eptesicus rendalli* were netted. No. 1829 (5 February 1995) is a juvenile male, whose epiphysical fuges are not yet closed. The coloration of the animals is very uniform. The back is a dark brown, the belly a dark grey. The two adult males showed active testes (no. 1530: 5 X 2.5 mm, no. 1531: 3.2 X 1.8 mm, both 20 January 1994). New record for Mali (see Skinner & Smithers 1990).

Table 4: Measurements of *Chaerephon pumila*.

Col. No.	HB	T	HF	E	FA	Th	CB	ZBr	W	sex
1511	56.5	31.5	–	15.0	36.5	5.2	14.8	9.6	–	♀
1530	57.0	29.0	–	14.7	31.2	4.5	14.8	9.8	–	♂
1531	55.0	28.0	–	15.2	35.5	6.0	14.7	9.5	–	♂
1829	54.0	31.0	10.2	16.0	35.5	6.0	14.0	9.1	17.0	♂
1830	58.5	36.0	9.0	17.0	37.5	8.0	14.9	9.6	11.0	♀
1959	60.4	29.3	9.0	16.0	37.5	6.0	14.4	9.4	10.0	♀

Chaerephon major (Trouessart, 1897)
The species was netted in both years in Wakoro, Arrdt. Bla. Both animals have blackish brown backs and slightly lighter bellies. Ventral and lateral stripes occur in both specimens. Measurements (no. 1462 ♀, 1832 ♀): HB: 76, 73; T: 36, 40; HF: –, 10.5; E: 20.2, 21.0; FA: 44.7, 50.2; Th: 5.9, 7.0; CB: 18.1, 17.6; ZBr: 11.9, 11.8.

Chaerephon* cf. *nigeriae (Thomas, 1913)
A female of this widespread species was collected in Wakoro, Arrdt. Bla, on 5 February 1995. Measurements (no. 1831 ♀): HB: 75.3, T: 37.0 E: 18.2, FA: 48.3, Th: 10, CB: 18.4, ZBr: 12.2.

Chiroptera: Vespertilionidae

Nycticeius schlieffeni (Peters, 1859)
A male was netted in a private garden in Bandiagara on 23 December 1993. Measurements (no. 1514): W: 5,5, HB: 46, T: 31, E: 13.2, FA: 30.3; Th: 5.0, Tr: 4.5, CB: 12.3, ZBr: 8.2.

Scotophilus leucogaster (Cretzschmar, 1826)
The species is regarded as a distinct species, *S. dinganii*, by some authors (see Koopman 1993). In 1993/94 only two animals could be netted in Kita in the Sudan steppe zone over a small pond under mango trees. In the moister year of 1995 the species appeared in places it had not been found the year before (Wakoro, Arrdt. Bla, Bla). One animal was netted during hunting above the river Yameé in Bandiagara (13 February 1995, no. 1835). The other animals were netted while drinking shortly after dawn. New record for Mali (see Skinner & Smithers 1990) (Tab. 5).

Table 5: Measurements of *Scotophilus leucogaster.*

Col. No.	HB	T	HF	E	Tr	FA	Th	CB	ZBr	W	sex
1488	78.0	40.0	–	–	6.5	51.0	4.5	17.1	13.3	–	♂
1529	78.0	45.0	–	13.0	6.8	51.2	6.7	17.5	13.3	–	♀
1833	80.0	42.0	12.0	14.3	7.0	52.0	6.0	16.8	13.1	25.0	♀
1835	76.5	48.5	10.0	14.3	8.0	52.0	5.0	17.1	13.5	–	♂
1863	75.0	40.0	11.2	14.2	7.0	52.2	7.0	–	–	23.0	♂
1957	68.0	44.0	10.8	14.0	7.0	40.8	6.0	17.0	13.1	21.0	♂
1958	82.0	46.0	12.0	16.0	9.0	52.2	6.0	17.4	13.5	23.0	♂

Eptesicus rendalli (Thomas, 1889)
The species occurred very frequently in 1995 over banko ditches and small ponds. In 1993/94 no observations were made. Most animals were observed shortly after dawn during drinking. *Eptesicus rendalli* occurred together with *Scotophilus leucogaster* in Bla and together with *S. leucogaster*, *Chaerephon pumila*, *C. major* and *C.* cf. *nigeriae* in Wakoro, Arrdt. Bla. New record for Mali (see Skinner & Smithers 1990). Measurements (no. 1834 ♂, 1836 ♂, 1956 ♂): HB: 57.0, 53.5, 56.0; T: 31.0, 35.0, 31.0; HF: 8.0, 7.0, 7.2; E: 11.5, 13.0, 12.0; Tr: 4.0, 6.0, 5.0; FA: 34.8, 33.8, 34.0; Th: 6.0, 6.0, 5.3; CB: 13.0, 12,5, 12,8; ZBr: 9.03, 9.04, 9.04; W: 6, 6, 6.

Chiroptera: Rhinolophidae

Hipposideros caffer (Sundevall, 1846)
A male (no. 1515) with a broken skull was collected in the city of Djenné on 2 January 1994 (FA: 43).

Rhinolophus fumigatus (Rüppell, 1842)
A female was netted in Kita (11 January 1994) over a small pond. New record for Mali (see Skinner & Smithers 1990). Measurements (no. 1510 ♀): HB: 65.5; T: 25; E: 20; FA: 51; Th: 4.6; CB: 20.09, ZBr: 11.95.

Chiroptera: Nycteridae

Nycteris macrotis (Dobson, 1876)
In 1993/94 a lot of colonies of up to 60 animals could be observed in dry wells, a known roosting place of the species (De Winton 1901), in Bla. In 1995 numbers were much lower, the maximum was 15 animals. Two animals were netted. A further animal was netted in Bandiagara (25 December 1993), but released again. The finding places slightly extend the known range of the species to the North (Van Cakenberghe & de Vree 1985). New record for Mali (see Skinner & Smithers 1990). Measurements (no. 1512 ♂, 1513 ♀): FA: 48.0, 50.0; Th: 7.4, 7.2; E: 29.5, 27.0; CB: 18.9, 18.2; W: 14, 14.

Primates: Galagonidae

Galago senegalensis (E. Geoffroy, 1796)
Two animals were observed near Yamena, Arrdt. Bla, 3 February 1995, in an area with dense tree vegetation. A pair was shot by a local hunter on the 4 February 1995 in the surroundings of Bla. Measurements (no. 1783 ♂): W: 172; HB: 150; T: 260; HF: 67; E: 39; CB: 33,71; (no. 1955 ♀): T: 250; HF: 65.

Primates: Cercopithecidae

Papio hamadryas (Linnaeus, 1758)
A group of 15–20 animals was observed 10 January 1994 in the Madingo mountains near Kita.

Chlorocebus aethiops (Linnaeus, 1758)
Only few sightings of single animals or groups of up to 15 individuals could be accomplished, such as on 6 January 1994 20 km north of Bamako, on 10 January 1994 in Kita and on 16 January 1994 in Bani between Ségou and Bla. The animals are very shy as they seem to be hunted, heads and skins of the species being on constant offer by fetish dealers.

Carnivora: Canidae

Canis adustus centralis (Schwarz, 1915)
One male was purchased on 10 February 1995 from a local hunter near Nombori, Falaise de Bandiagara, who had caught the animal with a coneybear trap. I saved the skin, skull and baculum while the rest was consumed. The animal shows the colour pattern typical for the species. But the skull differs very much from the nominate form in that it is much slenderer and the teeth are reduced in size. The species was not observed on offer by fetish dealers. There is no information available whether the species is rare or not, only that it does exist in Mali (Happold 1973). Wozencraft (1993) concluded that the West African population is largely unknown. Measurements (no. 1779 ♂): HB 700; T: 280; HF: 145; E: 73; CB: 144.6; ZBr: 74.8; RBr: 26.8, IoC: 25.0; SHC: 39; I1-M2: 76.9; TLM: 114.1; CH: 39.8, I_1-M_3: 78.2.

Carnivora: Viverridae

Ichneumia albicauda (G. Cuvier, 1829)
The mummy of an old male was found in a garbage place in Djenné (3 January 1995) on the banks of the river Bani. Measurements (no. ♂ 1468): CB: 110.7.

Herpestes ichneumon (Linnaeus, 1758)
The species is often offered on fetish markets. During the two surveys only two observations were made: on the banks of the river Bani near the road between Ségou and Bla (15 January 1994) and on 18 January 1994 near Kemeni, Arrdt. Bla.

Hyracoidea: Procaviidae

Procavia capensis (Pallas, 1766)
The species was observed several times in the cliffs of Kema, Arrdt. Bandiagara (M. & M. Ohletz, pers. comm.).

Artiodactyla: Hippopotamidae

Hippopotamus amphibius (Linnaeus, 1758)
A female with her young was observed on 16 January 1994 near Ségou. The animals had a flight distance of nearly 500 m. The species, although legally protected, is still hunted (E. Schinke pers. comm.).

Artiodactyla: Bovidae

Gazella rufifrons (Gray, 1846)
A young female was presented to the author 1993 in Bandiagara and documented on photographs (Fig. 2). The donors said that the animal had been found as a lamb nearby and then was raised by hand. Bandiagara is within the known range of the species (Sayer 1977). The species was formerly widespread in the Sahel, extending southwards into the northern woodlands. It is now very localized due to overhunting, agricultural expansion and environmental degradation resulting from overgrazing by domestic livestock as well as from droughts (Heringa 1990).

Rodentia: Sciuridae

Xerus erythropus (Desmarest, 1817)
The species is very common. Observations were made near Dogulu, Arrdt. Bla; between Ségou and Bla; Kema, Arrdt. Bandiagara; Kita and Bamako. One unsexed skeleton was found 28 December 1995 in Kani-Kombole, Arrdt. Bandiagara (no. 1467: CB 55.89). The species is hunted and eaten by locals. I obtained the head of one animal by a hunter 11 February 1995 (no. 1780: E: 14, CB: 54.36).

Heliosciurus gambianus (Ogilby, 1835)
One animal was observed near Kemeni, Arrdt. Bla, 18 January 1994. A free living family was observed 23 February 1995 in a barn, built of concrete with a flat metal roof in Bamako zoo. Several nests between wall and roof were used. The species is much rarer than *Xerus erythropus*, with which it co-occurred in the Bamako zoo.

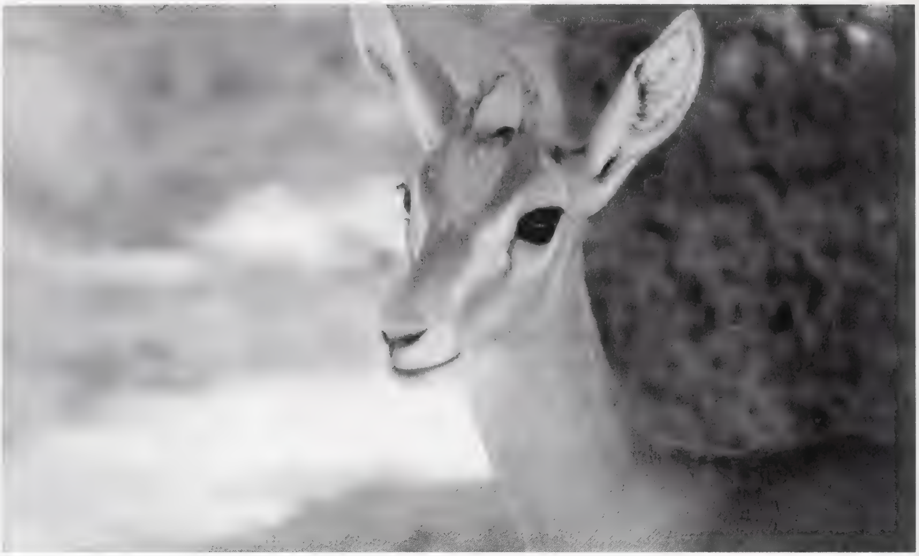


Fig. 2: *Gazella rufifrons*, female from Bandiagara (photo by the author).

Rodentia: Muridae: Gerbillinae

Gerbillus* cf. *gerbillus (Olivier, 1801)
The species lives in the isolated soft-sand-belt southeast of the Falaise de Bandiagara (Teli, 29 December 1993, no. 1465; Tireli, 12 February 1995, no. 1787). Up to now it was known only from the North of Mali (Musser & Carleton 1993). On the leeside of the Falaise, sand from the northwind Harmattan falls down and forms a narrow band of soft-sand-dunes of 50–200 m in diameter close to the cliffs. This is the only suitable habitat for the sand-dwelling species in the area. Measurements (no. 1465 ♂, 1787 ♀): HB: 93, 90; T: 106, 110; HF: 24.3, 22.3; E: 13.8, 14.0; CB: –, 25.1.

Tatera guineae (Thomas, 1910)
A female was trapped in a thorn-scrub area near Bla (20 January 1994) (no. 1463 ♀). Measurements: HB: 118, T: 179, HF: 34, E: 19, CB: 30.96, ZBr: 17.2. Further specimens were found in the owl pellets (Tab. 1).

Tatera* cf. *kempi (Wroughton, 1906)
One animal was found in an owl pellet in the Falaise de Bandiagara near Nombori. This constitutes the second record of the species for Mali (Wilson 1987).

Taterillus* cf. *pygargus (F. Cuvier, 1838)
A female was collected near Kemeni, Arrdt. Bla (21 January 1994). The animal lived in an area near a dry riverbed. The place was nearly without any vegetation except some sparse grass nests. As no chromosomal data have been taken the differentiation of *T. pygargus* and the following *T. gracilis* is based on the geographic finding places. Measurements (no. 1464 ♀): HB: 120, T: 151, HF: 28, E: 17.2, ZBr: 16.75.

Taterillus* cf. *gracilis *(Thomas, 1892)*
Two females were trapped in a hedge near Bandiagara, together with *Mastomys* cf. *natalensis* (15/16 February 1995). One animal (no. 1788) was carrying three embryos (2/(1)) with a crown-rump length of 3.6 mm. The animals show somewhat lighter dorsal colouration than the *Taterillus* cf. *pygargus* from Bla. Measurements (no. 1788 ♀, 1789 ♀): HB: 108, 129; T: –, 160; HF: 30.0, 30.0; E: 19.0, 19.0; W: 45, 56; CB: 30.1, 30.5; ZBr: 17.4, 17.8.

Rodentia: Muridae: Murinae

Arvicanthis *sp.*

The genus ***Arvicanthis*** inhabits a vast range in subsaharan Africa between Western and Eastern Africa, the valley of the Nile and the Republic of Jemen (Ducroz et al. 1998). Formerly all forms were included in *A. niloticus* (e.g. Honacki et al. 1982). Morphological, biochemical, genetic and chromosomal studies of the last years have shown *Arvicanthis* to be a species-complex (e.g. Capanna et al. 1996, Corti et al. 1996, Fadda & Corti 1998). Though it is now possible to determine the East-African species, for the West-African species no valid names are available at the moment. One young adult male was trapped in Bandiagara (10 February 1995) (no. 1786). Due to its geographical finding place it has to be assigned to the "western lineage" of Ducroz et al. (1998), that was based on material from Senegal, Burkina Faso and Mali.

This form is known to occur in the area of the inland delta of the Niger (Wilson 1987) and the Sudanese zone (e.g. Sicard et al. 1992) (referred to as *A. niloticus*). In 1995 it was abundant on the banks of the Yameé in Bandiagara, in the year before there have been no records. Measurements (no. 1786 ♂): HB: 135, T: 121, HF: 30, E: 17, W: 75, CB: 31.35, ZBr: 16.6.

Rattus norvegicus (Berkenhout, 1769)

So far the brown or Norwegian rat is known only from seaports in West Africa. For Senegal Hubert et al. (1973) postulated that the species lives in all great harbour towns, but does not penetrate into the inner part of the country. From Nigeria there exist data on brown rats from the 1930s, but only from Lagos, also a harbour town (Buxton 1936). In the list of the rodents of Burkina Faso it is not mentioned (Gautun et al. 1985). In general the species is thought to be restricted to seaports and islands in Africa (Misonne 1971).

In Bamako the species was found to be very numerous along the banks of the Niger. But it was also found in other parts of the city, such as the area around the railway station. All rats observed alive or found slayed or as roadkills were brown rats; black rats *Rattus rattus* do not seem to occur. In Bamako *Rattus norvegicus* was offered by fetish-dealers, in other places only the black rat was offered. Despite intensive trapping no other murid could be collected in Bamako. The brown rat occurred together with *Crocidura olivieri*; both species were trapped in the same hedgerow in the same night.

In Bamako there is fresh water available throughout the year, a resource that seems to be a presupposition for the species. The irrigation channels and the canalization make it possible for the brown rat to colonize the entire city, a development foreseen by Rosevear (1969). It can be assumed that the brown rat was imported to Bamako by railway transports from the harbour town Dakar (Senegal) along the only railway line of the country. Joger (1980) explained the range extension of the gekkonid lizard *Tarentola parvicarinatus* by the same railway.

Measurements (no. 1522 ♀, 1819 ♂, 1820 ♂): HB: 127, 211, 215; T: 116, 192, 168; HF: 34.0, 44.7, 43.2; E: 17.0, 21.0, 21.0; W: –, 315, 268 (cranial measurements: see Tab. 6).

Table 6: Cranial measurements of *Rattus norvegicus*.

Col. No.	CB	ZBr	IoC	NL	MxT	M^1L	sex
1472	–	17.4	5.7	13.8	6.5	3.13	♀
1473	40.5	19.9	6.3	16.8	6.7	3.26	♀
1481	–	–	6.5	–	6.9	3.17	–
1522	33.3	–	5.6	11.8	6.6	3.22	♀
1784	45.3	23.0	6.3	17.7	6.6	3.13	–
1798	–	–	–	19.0	6.8	3.22	–
1799	51.5	25.2	7.6	19.6	7.3	3.57	–
1800	–	–	–	–	6.5	3.13	–
1819	44.5	–	7.2	19.0	7.0	3.22	♂
1820	45.8	23.7	6.4	17.6	7.0	3.43	♂

Rattus rattus (Linnaeus, 1758)
The black rat was found in Ségou, Djenné and in the village Ireli, Falaise de Bandiagara. In Bamako it does not seem to occur. In 1993/94 not one specimen was found in Djenné while in 1995 the density was very high and many slayed animals were found in the streets. All animals observed were of the *frugivorous* colour type.

Mus (Nannomys) haussa (Thomas & Hinton, 1920)
The species was abundant in the barn owl pellets from Kemeni (Tab. 1). Only one female was caught by hand in an abandoned house in Bla (no. 1785 ♀). Measurements: HB: 50.0, T: 38.0, HF: 11.0, E: 8.0, CB: 14.22, W: 2.

Mastomys* cf. *natalensis (Smith, 1834)
During the two journeys this has been the most common animal trapped (Tab. 7). By most authors the species is regarded as *Mastomys erythroleucus* (e.g. Böhme & Hutterer 1978, Le Berre 1990), but comparisons in the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK) showed clearly that the material does not represent *erythroleucus*. Karyotypes not having been taken, the animals have to be regarded as *natalensis* in morphological terms, a point of view also Rosevear (1969) advocated. *M. natalensis* also is reported to occur in Senegal (Duplantier et al. 1990). The conspecifity of animals from Senegal and South Africa, from where the species was described, recently was shown by Granjon et al. (1996) by crossbreeding, karyology and biometry.

Table 7: Measurements of adult *Mastomys* cf. *natalensis* from different localities.

Col. No.	HB	T	HF	E	W	CB	sex
1485	122	112	23.5	17.0	56	28.2	♀
1486	117	107	22.0	18.0	52	28.7	♂
1524	130	111	24.0	18.0	68	29.8	♀
1525	118	110	22.5	17.3	54	28.2	♀
1823	111	102	22.6	18.0	42	27.0	♂
1824	129	104	22.0	18.5	57	28.8	♂
1825	129	105	23.0	19.0	49	28.1	♂
1826	111	109	22.7	18.0	37	27.4	♂
1827	99	103	20.0	20.0	33	26.0	♂
1902	127	109	21.8	–	–	28.4	♀

Except from Djenné and Bamako the species was collected in every place visited (Bandiagara, Mopti, Bla, Kemeni; Arrdt. Bla, Ségou, Kita). Rosevear (1969) stated *Mastomys* is not living in large towns but in more rural surroundings. In the case of Bamako it seems also to be possible *Rattus norvegicus* is a competitive species, that supresses the occurrence of *Mastomys*, as collection also was done in areas with agricultural landuse on the banks of the Niger. In Djenné *Mastomys* seems to be replaced by *Myomys daltoni*.

Mastomys hildebrandtii (Peters, 1878)
One male, that has to be regarded as *M. hildebrandtii* by external appearance, was collected in a private house in Bla on 4 February 1995 (no. 1828). Measurements: HB: 260, T: 133, HF: 24, E: 18, CB: 29.3, W: 49.

Mastomys sp.
A female multimammate rat was caught on the banks of the river Yameé in Bandiagara, back and belly of the specimen are dark grey. It occurred together with *Arvicanthis* sp.. The animal, according to tooth abrasion, is a young adult (no. 1822 ♀). Measurements: HB: 141.5, T: 107, HF: 24, E: 18, CB: 28.9, ZBr: 15.1, MxT: 4.75, W: 61 (see also Tab. 1).

Myomys daltoni (Thomas, 1892)
Single specimens of *Myomys daltoni* have been trapped in Bla and Bandiagara. Also in the Barn owl pellets from Kemeni there have been some animals but the species occurred less

frequent than *Mastomys* sp. (Tab. 1). In Djenné it was the only muroid species of mouse size and very abundant in both periods in houses as well as in the open.

Acomys cineraceus (Fitzinger & Heuglin, 1866)
The species is by some authors (e.g. Sicard & Tranier 1996) regarded as *A. johannis*. 5 specimens of *Acomys cineraceus* have been collected 29 December 1993 in a boulder field near the village Teli / Falaise de Bandiagara (Tab. 8). *A. cineraceus* is known to occur in Burkina Faso (Musser & Carleton 1993, Sicard & Tranier 1996), from Mali there have been no records up to now.

Table 8: Measurements of *Acomys cineraceus* from Teli / Falaise de Bandiagara.

Col. No.	HB	T	HF	E	W	CB	sex
1489	88.5	86.5	27.0	15.0	–	23.8	♀
1492	106	96.0	26.0	15.5	–	26.4	♀
1493	98	–	27.2	16.0	–	23.8	♂
1525	93	84.0	27.0	15.8	–	23.6	♂
1823	116	–	27.2	–	–	27.7	♀

Rodentia: Muridae: Cricetomyinae

Cricetomys gambianus (Waterhouse, 1840)
The species is hunted and eaten by the non-Islamic part of the population as "rat de brousse". An adult female with active mammae (no. 1469 ♀) was found in Djenné (3 January 1994). Measurements: HB: 335, T: 380, HF: 64, E: 35.5, CB: 65,24, ZBr: 33.16, MxT: 10.53. A male was collected from an empty swimming pool in Kita 10 January 1994 (no. 1470 ♂). Measurements: ZBr: 30.96, MxT: 9.59. Here the species was also observed alive. In 1995 many slayed animals could be found in Djenné, one juvenile male was collected 18 February 1995 (no. 1802). Measurements: HB: 220, T: 196, HF: 53, E: 31, CB: 46.52, MxT: 10.1. Also in other parts of the country, in the vicinities of Bla and Bandiagara, *Cricetomys gambianus* is known, but it was not possible to collect material. The finding site Djenné extends the known range of the species in Mali further to the North, until now the most northern locality was Bamako (Rosevear 1969).

Rodentia: Muridae: Dendromurinae

Steatomys caurinus (Thomas, 1912)
Two skulls could be detected in the pellets from Kemeni (Tab. 1). The species was not reported for Mali so far (see Swanepoel & Schlitter 1978).

Lagomorpha: Leporidae

Lepus victoriae (Thomas, 1893)
This species, called by some authors *Lepus crawshayi* (e.g. Petter 1971), was the only hare detected in the southern part of Mali. It seems to be common although it is hunted intensively. I obtained the head of an unsexed specimen (no. 1782) from a hunter in Bandiagara (11 February 1995) (Tab. 9). Another animal was found as a roadkill on the road between Mopti and Djenné (2 January 1994). A female (no. 1466 ♀) carrying an embryo (1/0), close to

Table 9: Measurements of *Lepus victoriae*.

Col. No.	HB	T	HF	E	CB	ZBr	MxT	sex
1466	430	90	102	91	73,4	38,6	13,4	♀
1539	–	–	78	88	–	–	–	–
1782	–	–	–	92	70,4	36,9	13,8	–
1837	375	72	90	84	–	37,2	–	♂

birth (Measurements: CL: 140; E: 29; HF: 36), was shot 18 January 1994 in Bla. I also obtained a male (no. 1837 ♂) on 4 February 1995 from a hunter in Bla. A juvenile animal (no. 1539) was found as a roadkill 17 km from Kita on the road to Bamako 12 January 1994.

Discussion

The mammal fauna of the Republik of Mali is very poorly known. Nine of the 46 species collected or observed were first records for Mali, others were reported for the second time, or their known range could be extended. This poor knowledge also concerns the commensal species and their coenoses. A better knowledge especially of these species would be of great interest in the purpose of pest control and public health service in one of the poorest countries in the world.

The small mammal coenosis of Bamako differs from that of other Malian cities. In Mopti and Ségou a community of *Rattus rattus*, *Mastomys* cf. *natalensis* and *Crocidura olivieri* was observed. In Djenné *Mastomys* was replaced by *Myomys daltoni*. In Bamako, although intensively surveyed, no murid other than *Rattus norvegicus* could be detected. It seems possible that the brown rat is displacing other murids, a mechanism discussed also to be responsible for the decline of *Rattus rattus* in central Europe since the middle of this century (Bülow 1984). The brown rat should be controlled before other cities along the Niger are reached by inland traffic.

Atelerix albiventris, *Cricetomys gambianus*, *Xerus erythropus* and *Lepus victoriae* are regularly eaten by the non-Islamic part of the population, however, their populations do not seem to be threatend. Other species (*Hippopotamus amphibius*, *Gazella rufifrons*), although legally protected, appear to be overhunted. Due to the poor knowledge the status of other species is hardly possible to judge.

Finally a suggestion for conservation: dry or abandoned wells should not be filled up because they are used as roosts by insectivorous bats which may be useful in biological pest control especially of malaria transmitting mosquitos. Instead of that, the wells could be secured by old lorry tires.

Acknowledgements

I thank the volunteers B. Halle, Kita, now Elsdorf/Rheinl., M. and M. Ohletz, Bandiagara, now Erftstadt, and E. and M. Schinke, Bla, now Hattingen, for their help, hospitality and tolerance. Many thanks to M. Kaufmann and C. Katzenmeier, both Hattingen, for their company during the first stay and to H. Rathjen, Hamburg, during the second. I am very obliged to Dr. R. Hutterer, Bonn, for his help in determination work, for providing access to specimens in his care and for his comments on an earlier draft of the manuscipt. J. Helbeck, Wuppertal, checked the English language.

Zusammenfassung

Während zweier Kurzzeituntersuchungen wurde die Säugetierfauna des südlichen Teils der Republik Mali (West-Afrika) untersucht. Insgesamt konnten 46 Arten nachgewiesen werden. Mindestens neun davon (*Crocidura lamottei*, *Chaerephon pumila*, *Scotophilus leucogaster*, *Eptesicus rendalli*, *Rhinolophus fumigatus*, *Nycteris macrotis*, *Rattus norvegicus*, *Acomys cineraceus*, *Steatomys caurinus*) wurden zum ersten Mal für Mali nachgewiesen, obwohl sie teilweise über ausgedehnte Gebiete in Afrika verbreitet sind. Eine weitere Art wurde zum zweiten Mal nachgewiesen (*Tatera* cf. *kempi*), eine andere zum dritten Mal (*Crocidura lusitania*). Das bekannte Verbreitungsgebiet von *Gerbillus* cf. *gerbillus* in Mali konnte erheblich nach Süden ausgedeht werden. Dies alles belegt, wie gering die Kenntnisse der Säugetierfauna dieses Teils von Westafrika noch sind. *Rattus norvegicus* wurde zum ersten Mal im Inneren Afrikas festgestellt; bislang war die Art ausschließlich aus Küstenstädten bekannt. Das

häufigste Nagetier war eine *Mastomys*-Art. Nach morphologischen Gesichtspunkten ist die Form als *M.* cf. *natalensis* zu determinieren und nicht als *M. erythroleucus*, wie von einigen Autoren angenommen. Die kommensalen Kleinsäugergesellschaften einiger größerer Städte (Mopti, Djenné, Ségou, Bamako) werden verglichen.

References

Barth, H. K. (1986): Mali – eine geographische Landeskunde. – Wissenschaftliche Buchgesellschaft Darmstadt: 395 pp.

Böhme, W. & R. Hutterer (1978): Kommentierte Liste einer Säugetier-Aufsammlung aus dem Senegal. – Bonn. zool. Beitr. 29: 303–322.

Bülow, B. v. (1984): Hausratte – *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758). – In: Schröpfer, R., R. Feldmann & H. Vierhaus (Eds.): Die Säugetiere Westfalens. – Abh. Westf. Mus. Naturkunde 46: 259–264.

Buxton, P. A. (1936): Breeding rates of domestic rats trapped in Lagos, Nigeria, and certain other countries. – J. Anim. Ecol. 5: 53–66.

Capanna, E., A. Bekele, M. Capula, R. Castiglia, M. V. Civitelli, J. T. C. Codjia, M. Corti & C. Fadda (1996): A multidisciplinary approach to the systematics of the genus *Arvicanthis* Lesson, 1842 (Rodentia, Murinae). – Mammalia 60: 677–696.

Corti, M., M. V. Civitelli, R. Castiglia, A. Bekele & E. Capanna (1996): Cytogenetics of the genus *Arvicanthis* (Rodentia, Muridae). 2. The chromosomes of three species from Ethiopia: *A. abyssinicus*, *A. dembeensis* and *A. blicki*. – Z. Säugetierkunde 61: 339–351.

Dekeyser, P. L. (1955): Les mammifères de l'Afrique noire Francaise. – Initiations Africaines I, 2. ed., Institut Francais d'Afrique noire, Dakar: 426 pp.

De Winton, W. E. (1901): List of mammals collected by the Hon. N. C. Rothschild and Mr. A. F. R. Wollaston, principally near Shendi, on the Upper Nile, in 1901. – Novit. Zool. 8: 397–401.

Ducroz, J.-F., V. Volobouev & L. Granjon (1998): A molecular perspective on the systematics and evolution of the genus *Arvicanthis* (Rodentia, Muridae): Inferences from complete Cytochrome b gene sequences. – Molec. Phylogen. Evol. 10: 104–117.

Duplantier, J. M., J. Britton-Davidian & L. Granjon (1990): Chromosomal characterization of three species of the genus *Mastomys* in Senegal. – Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. 28: 289–298.

Fadda, C. & M. Corti (1998): Geographic variation of *Arvicanthis* (Rodentia, Muridae) in the Nile Valley. – Z. Säugetierkunde 63: 104–113.

Gautun, J.-C., M. Tranier & B. Sicard (1985): Liste préliminaire des rongeurs du Burkina Faso (ex Haute-Volta). – Mammalia 49: 537–542.

Granjon, L., J. M. Duplantier, J. Catalan, J. Britton-Davidian & G. N. Bronner (1996): Conspecifity of *Mastomys natalensis* (Rodentia: Muridae) from Senegal and South Africa: evidence from experimental crosses, karyology and biometry. – Mammalia 60: 697–706.

Happold, D. C. D. (1973): The distribution of large mammals in West Africa. – Mammalia 37: 88–93.

Heringa, A. C. (1990): Mali. – In: East, R. (Ed.): Antelopes, Global Survey and Regional Action Plans, Part 3 West and Central Africa. IUCN / SSC Antelope Specialist Group: 8–14.

Honacki, J. H., K. E. Kinman & J. W. Koeppl (1982): Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographical Reference. – Allen Press and Association of Systematic Collection, Lawrence, Kansas: 694 pp.

Hubert, B. & F. Adam (1983): The regulation of the population dynamics of two Sahelian rodents in Senegal: a hypothesis. – Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Zoologie 237: 193–201.

Hubert, A. & F. Adam (1985): Outbreaks of *Mastomys erythroleucus* and *Taterillus gracilis* in the Sahelo-Sudanian zone in Senegal. – Acta zool. fenn. 173: 113–117.

Hubert, B., F. Adam & A. Poulet (1973): Liste préliminaire des rongeurs du Senegal. – Mammalia 37: 76–87.

Hutterer, R. (1986): African shrews allied to *Crocidura fischeri*: taxonomy, distribution and relationships. – Cimbebasia (A) 4: 23–35.

Joger, U. (1980): Eine neue Art der Gattung *Tarentola* (Reptilia: Sauria: Gekkonidae) aus Westafrika. – Amphibia-Reptilia 1: 137–147.

Leirs, H. (1995): Population ecology of *Mastomys natalensis* (Smith, 1834). – Belgian Administration f. Development Cooperation, Brussels, Agricultural Ed. 35: 268 pp.

Le Berre, M. (1990): Faune du Sahara. 2 – Mammifères. – Lechevalier, R. Chabaud: 360 pp.

Kingdon, J. (1974): Rat (*Rattus*). East African Mammals Volume II, Part B (Hares + Rodents). – Academic Press, London, New York: 578–581.

Koopman, K. P. (1993): Chiroptera. – In: Wilson, D. E. & D. A. Reeder (Eds.): Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. – Smithsonian Institution Press, Washington & London: 137–241.

Misonne, X. (1971): *Rattus norvegicus*. – In: Meester, J. & H. W. Setzer (Eds.): The Mammals of Africa. An identification manual. – Smithsonian Institution Press, Washington & London, Part 6: 29 p.

Musser, G. G. & M. D. Carleton (1993): Family Muridae. – In: Wilson, D. E. & D. A. Reeder (Eds.): Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington & London: 501–755.

Petter, F. (1971): Order Lagomorpha. – In: Meester, J. A. & H. W. Setzer (Eds.): The Mammals of Africa. An identification manual, Part 5. Smithsonian Institution Press, Washington & London.

Rosevear, D. R. (1953): Checklist and Atlas of Nigerian Mammals. – Lagos: 131 pp + 239 maps.

Rosevear, D. R. (1969): The Rodents of West Africa. – Trustees of the British Museum (Natural History), London: 604 p.

Sayer, J. A. (1977): Conservation of large mammals in the Republik of Mali. – Biol. Conserv. 12: 245–263.

Sicard, B., D. Maurel, F. Fuminier, F. & J. Boissin (1992): Circadian rhythm of photosensitivity and the adaption of reproductive function to the environment in two populations of *Arvicanthis niloticus* from Mali and Burkina Faso. – J. Reprod. Fert. 95: 159–165.

Sicard, B. & M. Tranier (1996): Caractères et répartition de trois phénotypes d'*Acomys* (Rodentia, Muridae) au Burkina Faso. – Mammalia 60: 53–68.

Sidiyène, E. A. (1989): Capture de *Crocidura lusitania* dans l'Adrar des Iforas. – Mammalia 53: 467.

Skinner, J. D. & R. H. N. Smithers (1990): The Mammals of the Southern African Subregion. – Pretoria: 769 pp.

Swanepoel, P. & D. A. Schlitter (1978): Taxonomic review of the Fat Mice (Genus *Steatomys*) of West Africa (Mammalia: Rodentia). – In: Schlitter, D. A. (Ed.): Ecology and Taxonomy of African Small Mammals. – Bull. Carnegie Mus. nat. Hist. 6: 53–76.

Van Cakenberghe, V. & F. De Vree (1985): Systematics of African *Nycteris* (Mammalia, Chiroptera). – Proc. Intern. Symp. African Vertebrates, Bonn: 53–90.

Wilson, D. E. & D. A. Reeder (Eds.) (1993): Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. – Smithsonian Institution Press, Washington & London: 1206 pp.

Wilson, R. T. (1987): Le régime alimentaire de la chouette effraie *Tyto alba* au Mali central. – L'Oiseau et R.F.O. 57: 194–200.

Wozencraft, W. C. (1993): Order Carnivora. – In: Wilson, D. E. & D. A. Reeder (Eds.): Mammal species of the world. Smithsonian Institution Press, Washington & London: 279–348.

Holger Meinig, Haller Str. 52 a, D-33824 Werther, Germany

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 115–129	Bonn, Dezember 2000

Ehemalige und aktuelle Verbreitung von Hausspitzmaus, *Crocidura russula* (Hermann, 1780), und Gartenspitzmaus, *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), in Bayern

Richard Kraft

Abstract. Comparison of old distribution data (from original voucher specimens in scientific collections) with an up-to-date owl pellet analysis indicates that the Greater white-toothed shrew (*Crocidura russula*) extended its distribution in the northern and western part of Bavaria within the last two or three decades and invaded areas, formerly inhabited by the Lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens*). Due to interspecific competition between these two parapatric species, *Crocidura suaveolens* has disappeared from some of the corresponding areas. As reproduction and dispersal of the Greater white-toothed shrew is favoured by hot summers and mild winters, it is argued that its range extension is caused by the climatic warming that has been reported for the last decades.

Key words. Shrews, *Crocidura russula*, *Crocidura suaveolens*, Bavaria, distribution, range shift.

Einleitung

Die Hausspitzmaus (*Crocidura russula*) ist in den vergangenen Jahren zunehmend Gegenstand kleinsäugerfaunistischer Erhebungen geworden, da sie ihr Areal im nördlichen Niedersachsen und im Bremer Umland seit den 1960er Jahren kontinuierlich nach Norden und Nordosten ausgeweitet hat (Frank 1984; Roschen et al. 1984; Hämker et al. 1996; Borstel et al. 1997). Dieser Arealzuwachs ist nur durch Ausbreitungsdruck infolge starken Vermehrungserfolges zu erklären (Frank 1984). Dies ist insofern bemerkenswert, als die Hausspitzmaus in verschiedenen regionalen Roten Listen noch als gefährdete oder potentiell gefährdete Tierart eingestuft wird, z.B. in Bayern (Kraus et al. 1992) Sachsen-Anhalt (Heidecke & Stubbe 1992), sowie Niedersachsen und Bremen (Heckenroth 1993). Boye et al. (1998) haben der aktuellen Bestandssituation der Hausspitzmaus jedoch bereits Rechnung getragen und führen sie nicht mehr in der Roten Liste gefährdeter Tiere Deutschlands auf.

Auch für Süddeutschland ist eine Arealausdehnung der Hausspitzmaus dokumentiert, die zwischen dem Ende der 1950er Jahre und dem Ende der 70er Jahre stattgefunden haben muß (Niethammer 1979): Nach Gewöllbefunden verlief die südöstliche Verbreitungsgrenze von *Crocidura russula* zum damaligen Zeitpunkt (1977) parallel zum östlichen Schenkel des Maindreiecks in Unterfranken und lag damit etwa 20–25 km weiter östlich als die von Richter (1963) ermittelte (Niethammer 1979). Der Vorstoß der Hausspitzmaus war mit einem entsprechenden Rückzug der Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens*) begleitet, was die geographische Vikarianz beider Arten in Süddeutschland belegt.

Die vorliegende Arbeit ist Teil einer Bestandserhebung bayerischer Kleinsäugetiere auf der Basis von Gewöllanalysen der Schleiereule. Obwohl nicht ausschließliches Ziel dieser Untersuchung, wurde dabei besonderes Augenmerk auf die Verbreitung und Arealdynamik von Haus- und Gartenspitzmaus gelegt und daher schwerpunktmäßig Gewölle aus dem (vermuteten) Gebiet der Arealgrenzen beider Arten untersucht.

Material und Methode

Bei der Darstellung der **ehemaligen** Verbreitung (bis einschließlich 1980, Abb. 2) wurden nur solche Fundorte berücksichtigt, die sich auf Belegstücke (Bälge und/oder Schädel) in Museen und wissenschaftlichen Sammlungen gründen (Auflistung der Sammlungen siehe Legende zu Tab. 1, Fußnote 3 im Anhang). Alle verfügbaren Belege wurden vom Verfasser auf die bekannten Artmerkmale hin (Spitzenberger 1985) überprüft, auch wenn es sich um bereits publizierte Vorkommensnachweise handelte. Lediglich die Fundortangaben aus der Gewöllestudie von Niethammer (1979) wurden ungeprüft übernommen. Einerseits ist das zugrundeliegende Material, das sich im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn befindet, derzeit noch nicht sammlungstechnisch erschlossen (Hutterer mündl. Mitt.), andererseits dürften in Anbetracht der überragenden fachlichen Kompetenz dieses Autors keine Zweifel an der Zuverlässigkeit der entsprechenden Angaben bestehen.

Die Daten zur **aktuellen** Verbreitung von Garten- und Hausspitzmaus, das heißt für die Jahre 1990–1999, wurden vom Verfasser auf der Basis von Gewöllanalysen der Schleiereule gewonnen. Dazu wurden Gewölle aus 303 Orten in Bayern untersucht, die sich auf 224 der insgesamt 2205 Meßtischblattquadranten verteilen, über die sich das bayerische Landesgebiet erstreckt (Abb. 1). Das südliche Alpenvorland, die Bayerischen Alpen sowie die ostbayerischen Grenzgebirge gehören nicht zum Verbreitungs- bzw. Brutgebiet der Schleiereule, das Fehlen aktueller Nachweise aus diesen Regionen beruht somit zumindest teilweise auf Dokumentationslücken.

Die Gewölle stammen fast ausschließlich aus künstlichen Nisthilfen in Gehöften und Feldscheunen. Sie wurden vom Verfasser oder von den zuständigen Nistkastenbetreuern in den Jahren 1990–1999 eingesammelt. Soweit es sich nicht eindeutig um frische Gewölle handelte, wurde versucht, das Entstehungsjahr nach den Angaben des jeweiligen Nistkastenbeauftragten so genau wie möglich zu rekonstruieren.

Insgesamt wurden 29.983 Kleinsäuger aus Gewöllen freipräpariert und bestimmt, unter denen sich 1001 Hausspitzmäuse und 76 Gartenspitzmäuse befanden. Alle geborgenen Gewölleschädel wurden gereinigt, etikettiert und als Belegmaterial in der Säugetierabteilung der Zoologischen Staatssammlung München hinterlegt.

Zu den Gewöllenachweisen kommen noch einige aktuelle Nachweise, die sich auf Fallenfänge des Verfassers sowie Beifänge aus Barberfallen (Untersuchungen verschiedener Bearbeiter zur Wirbellosenfauna Bayerns im Auftrag des Bayerischen Landesamtes für Umweltschutz) gründen.

Die Basis für die Darstellung der ehemaligen und aktuellen Verbreitung (Abb. 2 und 3) bilden die Quadranten der topographischen Karten (TK) 1:25 000. Im Anhang (Tab. 1 und 2) ist jeder einzelne Fundortnachweis aufgelistet und dokumentiert. Die für die Darstellung gewählten Zeiträume (vor 1980 einerseits und nach 1990 andererseits) ergaben sich dadurch, daß die meisten bayerischen Belege von *Crocidura russula* bzw. *suaveolens* aus einem dieser beiden Zeiträume stammen, während für die Jahre 1981 - 1989 nur sehr wenige verwertbare Nachweise vorliegen.

Ergebnisse

a) Nachweise von Haus- und Gartenspitzmaus in Bayern bis zum Jahr 1980 (Abb. 2)

Die für den Zeitraum 1911–1980 ermittelten Nachweise sind zwar relativ lückenhaft über das Gebiet Bayerns verteilt, belegen aber dennoch relativ deutlich das Vikariieren beider Arten. *Crocidura russula* war bis auf wenige Ausnahmen auf den Nordwesten Bayerns (Regierungsbezirk Unterfranken) beschränkt. Die Gartenspitzmaus fehlte in diesem Bereich. Ihr gesamtes bayerisches Areal läßt sich wegen der wenigen Belege nicht flächendeckend darstellen, doch dürfte mit Ausnahme der Alpen

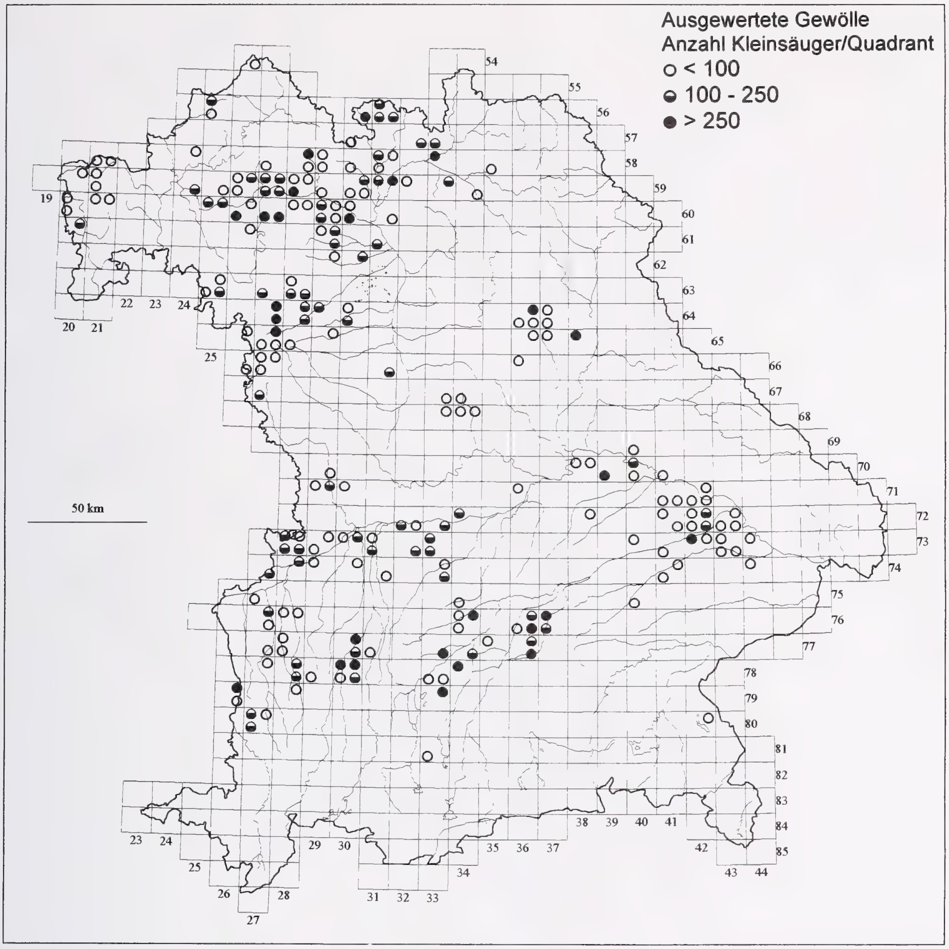

Ausgewertete Gewölle
Anzahl Kleinsäuger/Quadrant
○ < 100
◒ 100 - 250
● > 250
50 km
19
20 21 22 23 24 25
54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65 66 67 68 69 70 71 72 73 74 75 76 77 78 79 80 81 82 83 84 85
23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 38 39 40 41 42 43 44

Abb. 1: Karte von Bayern mit Lage der Gewöllfundstellen und der Größenordnung ausgewerteter Kleinsäugerreste.

und der ostbayerischen Grenzgebirge das gesamte, nicht von russula besiedelte Areal zum potentiellen Verbreitungsgebiet der Gartenspitzmaus gehört haben.

Folgende sympatrischen *russula-/suaveolens*-Fundorte markieren die Ostgrenze des geschlossenen Areals der Hausspitzmaus und gleichzeitig den westlichen Arealrand der Gartenspitzmaus (in Klammern jeweils Nr. der topographischen Karte und Quadrant): St. Wolfgang bei Würzburg (6326/1); Hoheim, Kreis Kitzingen (6227/3); Bimbach, Kreis Schweinfurt (6128/1); Bischwind, Kreis Schweinfurt (6028/4) (jeweils Gewöllfunde aus Niethammer 1979) und Wülfershausen an der Saale, Kreis Rhön-Grabfeld (5628/3, Fallenfang Kahmann 1951). Nur im Bereich der Mainschleife bei Volkach reichte das Areal der Gartenspitzmaus 1977 etwas weiter nach Westen. Die westlichsten *suaveolens*-Fundorte waren in diesem Bereich Herlheim, Kreis Schweinfurt (6027/4), und Krautheim, Kreis Kitzingen (6127/2).

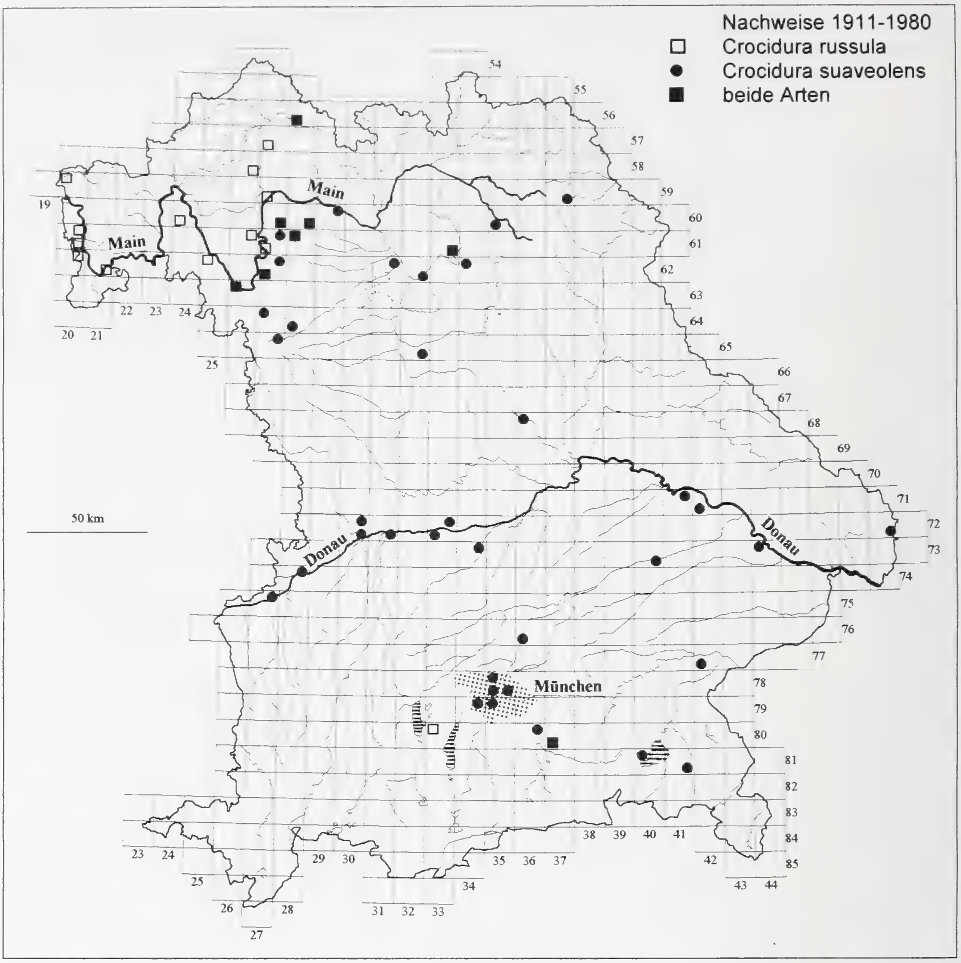

Nachweise 1911-1980
□ Crocidura russula
● Crocidura suaveolens
■ beide Arten
Main
Main
Donau
Donau
München
50 km
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
19
20 21
22 23 24
25
23 24
25
26
27
28
29 30
31 32 33
34
35 36 37
38 39 40 41
42
43 44

Abb. 2: Nachweise von Haus- und Gartenspitzmaus in Bayern 1911–1980.

Drei ältere Fundorte der Hausspitzmaus liegen außerhalb ihres geschlossenen Verbreitungsgebietes und scheinen dem Konzept der parapatrischen Verbreitung der beiden Arten zu widersprechen. Es handelt sich um die Orte Schottersmühle in Oberfranken (6133/4), Landstetten/Oberbayern (8033/1) und Feldkirchen-Westerham/Oberbayern (8037/3, vgl. Richter 1963, S. 227, und Kock 1974, S. 10). Ob diese Vorkommen heute noch existieren, ließ sich bisher nicht nachprüfen. Möglicherweise gehen diese Vorkommen auf Ansiedlungen infolge unbeabsichtigter Verschleppung durch den Menschen zurück (vgl. Diskussion).

b) aktuelle Verbreitung (1990 - 1999, Abb. 3)
Crocidura russula wurde in Gewöllen von 79 Fundorten bzw. in 68 Meßtischblattquadranten nachgewiesen. In 9 weiteren Quadranten konnte die Hausspitzmaus durch Fallenfang oder Totfund nachgewiesen werden, so daß Nachweise für 77 Quadranten

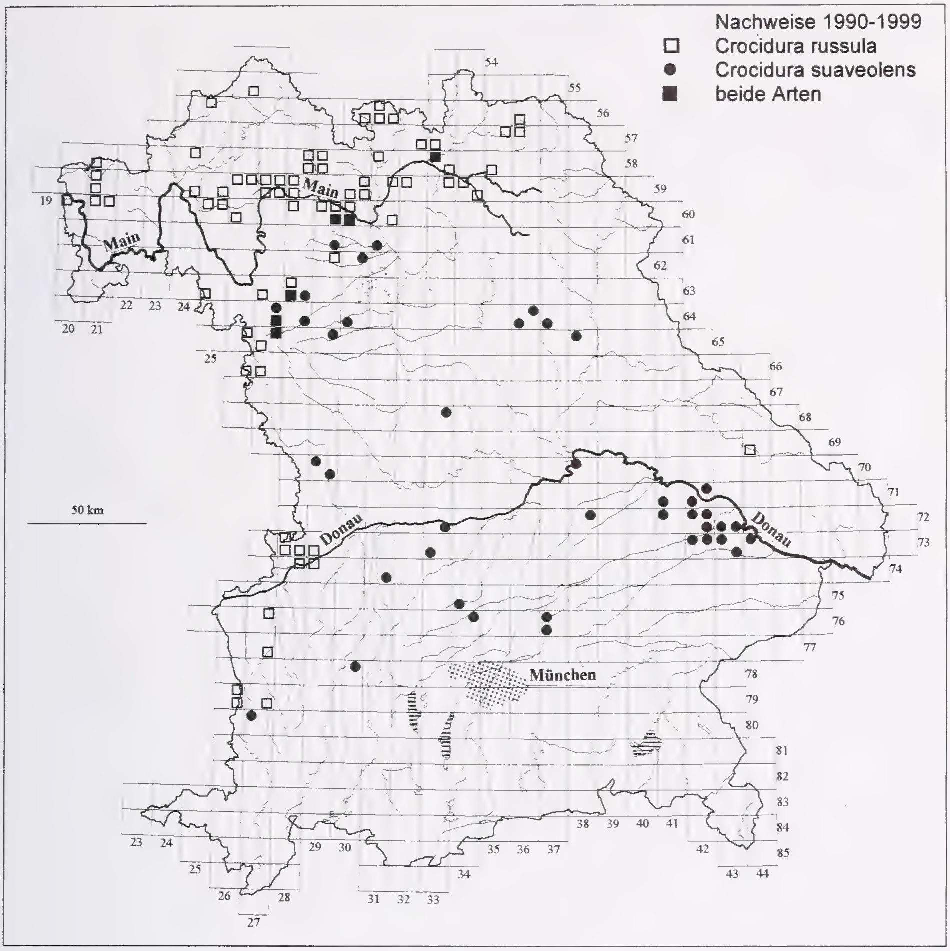

Nachweise 1990-1999
□ Crocidura russula
● Crocidura suaveolens
■ beide Arten
Main
Main
Donau
Donau
München
50 km
19
20 21
22 23 24
25
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
23 24
25
26
27
28
29 30
31 32 33
34
35 36 37
38 39 40 41
42
43 44

Abb. 3: Nachweise von 1990–1999.

vorliegen (s. Tab. 2 im Anhang). Nachweise von *Crocidura suaveolens* liegen insgesamt für 51 Orte in 46 Meßtischblattquadranten vor (Gewölle- und Direktnachweise, s. Tab. 2 im Anhang).

Die **Hausspitzmaus** besiedelt heute in Nordbayern ein nahezu geschlossenes Gebiet, das von der bayerisch-hessischen Grenze im Westen bis zur thüringischen Grenze im Norden und zum Frankenwald im Osten reicht. Schwerpunkte der Verbreitung sind der vordere Spessart, die Mainfränkischen Platten, das Itz-Baunach-Hügelland und das Obermainische Hügelland (zur naturräumlichen Gliederung Bayerns vgl. Meynen & Schmithüsen 1961). Südlich des Mains beschränkt sich das *russula*-Areal auf einen schmalen Streifen entlang der Grenze zum benachbarten Baden-Württemberg. Nach den Verwaltungsbezirkseinheiten läßt sich das aktuelle Verbreitungsgebiet der Hausspitzmaus folgendermaßen beschreiben: Ganz Unterfranken, nördliches Oberfranken, westliches und nordwestliches Mittelfranken sowie südwestliches Schwaben.

Ein Fundort von *Crocidura russula* liegt weit außerhalb des geschlossenen Verbreitungsgebietes (Zuckenried, Landkreis Regen/Niederbayern, TK Nr. 6944/3). Hier wurde ein Individuum der Art als Beifang in einer Barberfalle nachgewiesen (Schädelbeleg in der Zoologischen Staatssammlung München, Inventarnr. 1999/233).

Die Verbreitung der **Gartenspitzmaus** in Bayern läßt sich dagegen aus den vorliegenden Daten wegen großer Dokumentationslücken noch nicht flächendeckend darstellen. So ist ungeklärt, inwieweit das Voralpenland, die Alpen und die ostbayerischen Grenzgebirge besiedelt sind. Lediglich für den vorderen Oberpfälzer Wald und die Cham-Further Senke (den etwa 400 m hohen Einschnitt zwischen den Erhebungen des Oberpfälzer und des vorderen Bayerischen Waldes) werden *suaveolens*-Vorkommen gemeldet (Leibl 1994; Angaben ohne Beleg, daher nicht in Abb. 3 eingetragen). Vermutlich ist das bayerische Areal der Gartenspitzmaus im Gegensatz zu dem der Hausspitzmaus nicht geschlossen, sondern in mehr oder weniger große Inseln aufgeteilt. Nach den Gewöllinhalten (1001 Hausspitzmäuse gegenüber 76 Gartenspitzmäusen bei annähernd gleicher Probenmenge aus dem potentiellen *russula*- und *suaveolens*-Areal) scheint die Gartenspitzmaus in Bayern sehr viel seltener zu sein als die Hausspitzmaus.

Im Vergleich mit Abb. 2 ist eine deutliche Arealausdehnung von *Crocidura russula* nach Osten bzw. Südosten erkennbar. *Crocidura suaveolens* hat ihren westlichen Arealrand in gleichem Ausmaß nach Osten zurückverlagert. Dies führte dazu, daß sich die gemeinsame Arealgrenze beider Arten, die im Gebiet zwischen mittlerem Maintal und Alpennordrand bzw. Bodensee ehemals durch Baden-Württemberg verlief (Richter 1963), nach Osten über die Landesgrenze hinweg auf bayerisches Gebiet verlagert hat. Allerdings scheint dies nicht zu einem völligen Verschwinden der Gartenspitzmaus in Baden-Württemberg geführt zu haben, denn nach Nagel (briefliche Mitteilung 1997) existieren noch inselhafte Vorkommen von *Crocidura suaveolens* zwischen Oberrhein, südlichem Odenwald und der Grenze nach Bayern.

Im Gebiet der Meßtischblattquadranten 6029/2 und 7428/2 ist ein Ersatz ehemaliger *suaveolens*-Vorkommen durch *Crocidura russula* ablesbar (Einzelheiten in der Fundortdokumentation im Anhang). Erloschen ist offensichtlich auch ein Gartenspitzmausvorkommen in Trainau im Landkreis Lichtenfels/Oberfranken (TK Nr. 5833/1): Hier wurden 1990 in Schleiereulengewöllen unter insgesamt 238 Kleinsäugern 35 Hausspitzmäuse und 3 Gartenspitzmäuse gefunden (unpublizierte Gewölluntersuchung von Niethammer, handschriftliche Aufzeichnungen im Archiv des Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig in Bonn, einer der drei Gartenspitzmausschädel als Beleg in der Zoologischen Staatssammlung München, Inventarnummer 1996/1). In frischen Gewöllen, die in den Jahren 1991, 1995 und 1998 aus denselben Nistkästen entnommen und vom Verfasser untersucht wurden, fanden sich unter insgesamt 1527 Kleinsäugern 130 Hausspitzmäuse, aber keine einzige Gartenspitzmaus mehr.

In Burgbernheim im Landkreis Neustadt a.d. Aisch (TK Nr. 6527/2) war in einer Gewölleaufsammlung aus dem Jahr 1977 unter 130 Kleinsäugern eine *Crocidura suaveolens*, aber keine *C. russula* nachweisbar. In frischen Gewöllen des Jahres 1995 wurde am selben Ort unter 297 Kleinsäugern eine einzelne Gartenspitzmaus neben 27 Hausspitzmäusen festgestellt. Dies läßt eine Zuwanderung von *Crocidura russula* von Westen her vermuten, die aber – zumindest bis zum Jahr 1995 – nicht zum Verschwinden von *Crocidura suaveolens* geführt hat.

c) Nachweise zwischen 1981 und 1989

Ab 1983 wird *Crocidura russula* von den Herren Michael Bäumler/Staffelstein und Ulrich Völker/Loffeld (mündl. Mitt.) regelmäßig an verschiedenen Orten im Landkreis Lichtenfels/Oberfranken beobachtet (zum Beispiel Staffelstein, Meßtischblattnr. 5831/4). Sammlungsbelege in Form von Bälgen oder Schädeln existieren nicht, Film- und Fotoaufnahmen lebend gefangener Tiere bestätigen jedoch die Artzugehörigkeit zu *Crocidura russula* zweifelsfrei. Da beide Herren erst 1983 mit systematischen Aufzeichnungen ihrer Kleinsäugerbeobachtungen begannen, halten sie es für wahrscheinlich, daß Hausspitzmäuse bereits vor dieser Zeit im Landkreis Lichtenfels vorkamen. Der früheste Schädelbeleg (in der Zoologischen Staatssammlung München) aus diesem Landkreis stammt aus dem Jahr 1986 (Dittersbrunn, Meßtischblattquadrant 5932/1).

Die beiden Funde machen es wahrscheinlich, daß die östliche Arealgrenze der Hausspitzmaus bereits Ende der 1970er/Anfang der 80er Jahre nördlich des Mains weiter nach Osten reichte, als von Niethammer (1979, Abb. 4) dargestellt. Möglicherweise handelt es sich bei einem sympatrischen *russula-/suaveolens*-Vorkommen, das von Kahmann 1951 in Wülfershausen a.d. Saale festgestellt wurde (Landkreis Rhön-Grabfeld, Meßtischblattnr. 5628/3; vgl. Kahmann 1952), nicht um das östlichste *russula*- (bzw. westlichste *suaveolens*-)-Vorkommen nördlich des Mains, wurde aber mangels weiterer Nachweise von Niethammer entsprechend interpretiert.

Bemerkenswert ist auch der Fund einer Gartenspitzmaus in Schleiereulengewöllen aus Unterzettlitz bei Kulmbach/Oberfranken (TK Nr. 5934/2) im Jahr 1982 (v. Bülow 1987, Literaturangabe ohne Beleg). Leider hat in den 1990er Jahren keine Schleiereule mehr in Unterzettlitz gebrütet, so daß nicht überprüft werden konnte, ob in dem Gebiet noch Gartenspitzmäuse vorkommen oder durch Hausspitzmäuse ersetzt wurden. Letzteres wird allerdings dadurch wahrscheinlich, daß in der näheren Umgebung (z.B. im 1. und 4. Quadrant desselben Meßtischblattes) in den Jahren 1994 und 1995 nur noch Hausspitzmäuse (teils in Gewöllen, teils als Totfunde, s. Tab. 2 im Anhang) nachgewiesen wurden.

Diskussion

Die Hausspitzmaus hat ihr Siedlungsgebiet in Süddeutschland im Verlauf weniger Jahrzehnte nach Osten bzw. Südosten erweitert. Südlich des Mains bzw. östlich des Maindreiecks sowie im schwäbischen Donauraum ist der Arealzuwachs relativ eindeutig, da hier an Stellen ehemaliger *suaveolens*-Vorkommen heute nur noch *russula* festgestellt werden kann. Zwischen dem Main und der Grenze nach Thüringen ist die ehemalige parapatrische Arealgrenze und damit auch das Ausmaß des Arealzuwachses wegen der Seltenheit älterer Nachweise dagegen nicht eindeutig festlegbar.

Eine Arealexpansion hat die Hausspitzmaus auch an ihrem nördlichen und nordöstlichen Arealrand erfahren: Im nördlichen Niedersachsen verlief die Nordgrenze ihrer Verbreitung bis 1959 ca. 10 km südlich von Oldenburg und Bremen (Frank 1984). In den Folgejahren verlagerte sich diese Grenze sukzessive nach Norden über Nordoldenburg bis zur Nordseeküste bei Wilhelmshaven, wo *Crocidura russula* erstmals 1981 gefunden wurde (Frank 1984). Im gleichen Jahr wurde sie erstmals im Raum Bremen nachgewiesen (Roschen et al. 1984). Von hier aus hat sie ihr Areal im

Gebiet zwischen Weser und Elbe innerhalb von 12 Jahren um 60 km nach Norden und ca. 30 km nach Osten ausgeweitet (Hämker et al. 1996; Borstel et al. 1997).

Es liegt nahe, die Arealexpansion der Hausspitzmaus in Mitteleuropa mit der Klimaerwärmung der vergangenen Jahre in Zusammenhang zu bringen. Nach Rapp & Schönwiese (1996) ist der Jahresmittelwert der Lufttemperatur in Deutschland zwischen 1961 und 1990 um 0,8 K angestiegen (linearer Trend). Diese Erwärmung rührt wesentlich stärker von der Temperaturzunahme im Winter her (+ 1,7 K) als von der im Sommer (+ 0,4 K). Im selben Zeitraum haben die Jahresniederschlagsmengen im Frühling und Sommer abgenommen (– 9 bzw. – 8 %), im Herbst und Winter jedoch zugenommen (+ 10 bzw. + 20 %). Daraus resultiert auch eine Änderung von Eintrittszeit und Dauer der Vegetationsperiode: Der phänologische Frühling kommt früher, der Herbst später (Rapp 1999). Diese Klimasituation begünstigt die Vermehrung der Hausspitzmaus. Die histologischen Untersuchungen von Jeanmarie-Besancon (1985) an Schweizer Hausspitzmäusen zeigen, daß bei 44 % der Weibchen die Follikel während des Winters nicht zurückgebildet werden, so daß diese Tiere unter günstigen Bedingungen relativ rasch in den Östrus kommen können. Es wäre also denkbar, daß in klimatisch besonders günstigen Jahren die Jahreswurfzahl erhöht wird, was im langjährigen Durchschnitt zu einer Bestandszunahme führen sollte. Verstärkend mag hinzukommen, daß unter günstigen Klimaverhältnissen die Embryonensterblichkeit geringer, die Wurfgröße entsprechend höher ist (Jeanmarie-Besancon 1985, zitiert nach Genoud & Hutterer 1990).

Gestützt wird die Annahme, daß die Expansion der Hausspitzmaus von der aktuellen Klimaänderung begünstigt wird, durch Berichte, wonach zahlreiche wärmeliebende Tier- und Pflanzenarten ihr Areal nach Mitteleuropa ausgedehnt haben (Bussmann & Feldmann 1995; Nettmann 1995). Als aktuellstes Beispiel sei hier die Weißrandfledermaus (*Pipistrellus kuhli*) genannt, deren nördliche Arealgrenze sich seit den 1980er Jahren von der Alpensüdseite aus bis in die Ostschweiz und an den Bodensee verschoben hat (Fiedler & Wohlland 1999).

Im Fall der Hausspitzmaus kommt als zusätzlicher Motor der Ausbreitung die passive Verschleppung durch den Menschen hinzu. Da Hausspitzmäuse ihre Nester bevorzugt in Komposthaufen anlegen (Frank 1984, Steinborn 1984), können Tiere beim Transport von Mutterboden, Gartenerde oder Kompost unbeabsichtigt in Gebiete außerhalb des bekannten Verbreitungsgebietes verfrachtet werden. Von solchen isolierten Vorkommen kann unter klimatisch günstigen Bedingungen die weiträumige Besiedlung einer ganzen Region ausgehen (vgl. Schmidt 1987, 1998). Neue gesetzliche Bestimmungen, die die private oder kommunale Kompostierung von organischen Abfällen fördern, dürften ihren Teil zur Vermehrung und Ausbreitung kommensaler Kleinsäugerarten beitragen. Fiebig & Schulz (1996) vermuten, daß die Verschleppung einzelner Hausspitzmäuse beim Transport von Baustoffen o. ä. zur Begründung einer Population im Nordosten Berlins, ca 70 km östlich der bekannten Arealgrenze, geführt hat. Möglicherweise ist der isolierte Fund von *Crocidura russula* im Landkreis Regen in Ostbayern im Jahr 1990 ebenfalls auf anthropogene Verfrachtung zurückzuführen.

Erwartungsgemäß sollte die Klimakonstellation der vergangenen Jahre, das heißt warme, trockene Sommer und milde Winter, auch die Vermehrung und den Ausbreitungserfolg der Gartenspitzmaus begünstigen (Schmidt 1987), und in der Tat hat die Gartenspitzmaus in Nordostdeutschland, wo *Crocidura russula* fehlt, ihr Areal in den zurückliegenden Jahren deutlich ausgeweitet: In der nördlichen Uckermark (NO-Brandenburg und SO-Mecklenburg-Vorpommern) hat sie sich zwischen 1987 und 1994 mit einer erstaunlichen Dynamik in Richtung Norden und Westen ausgebreitet (Blohm & Heise 1996). Offenbar hält ihre Expansion in diesem Gebiet gegenwärtig weiter an: War 1994 noch Pasewalk im Kreis Uecker-Randow der nördlichste Fundpunkt, so konnte die Art im Jahr 1996 bereits 22 km weiter nördlich, in der Nähe des Oderhaffs festgestellt werden (Eichstädt 1997). Auch im westlichen Brandenburg (Kreis Havelland) ist eine Bestandszunahme und Arealausdehnung der Gartenspitzmaus nach Westen registriert worden (Jaschke 1995).

Entgegen diesen Befunden ist in Süddeutschland ein Rückzug der Gartenspitzmaus aus ehemals besiedelten Gebieten zu registrieren. Dies läßt sich nur durch den Konkurrenzdruck der größeren Hausspitzmaus erklären, die in Nordostdeutschland fehlt: Da beide Arten im gemäßigten Mitteleuropa um dieselben Lebensräume im menschlichen Siedlungsbereich konkurrieren, scheint die größere Hausspitzmaus im Zuge ihrer Arealexpansion die Gartenspitzmaus zu verdrängen.

Zusammenfassung

Die aktuelle Verbreitung von *Crocidura russula* und *Crocidura suaveolens* in Bayern wurde auf der Basis von Gewöllanalysen der Schleiereule ermittelt und mit alten Verbreitungsdaten verglichen. Es zeigte sich, daß die Hausspitzmaus ihr Areal in Bayern im Verlauf von etwa 2 Jahrzehnten nach Osten bzw. Südosten ausgeweitet hat. Die Gartenspitzmaus ist dagegen aus ehemals besiedelten Gebieten verschwunden, ihr östlicher Arealrand hat sich nach Osten zurückverlagert. Die Arealausdehnung von *Crocidura russula* dürfte auf die aktuelle Klimaerwärmung sowie auf anthropogene Verfrachtung zurückzuführen sein. Die Arealregression der Gartenspitzmaus ist nur durch direkte Konkurrenz zwischen beiden Arten zu erklären.

Danksagung

Diese Arbeit wäre nicht möglich gewesen ohne die Mithilfe zahlreicher Mitglieder des Landesbundes für Vogelschutz e.V. (LBV) und des Bundes Naturschutz in Bayern e.V., die in ihrer Eigenschaft als Eulenfachleute und Nistkastenbetreuer die Gewölle für meine Untersuchung sammelten. Folgenden Herren gilt daher mein besonderer Dank: Peter Achtziger, Dieter Aichner, Dr. Uwe Bauer, Klaus Bäuerlein, Michael Bäumler, Adolf Bergmeier, Georg Biernoth, Christian Bolick-Zander, Hermann Bürgin, Ambros Christof, Dieter David, Stabsfeldwebel Dietzel, Georg Frehner, Martin Gögler, Heinrich Greiner (†), Winfried Grübert, Hans-Joachim Hage, Rudi Hagenbucher (†), Dieter Hiemer, Gustav Hömerlein, Hermann Issing, Hermann Jäger, Robert Jäger, Dieter Kaus, Arnold Kissinger, Clemens Krafft, Rudolf Leitl, Walter Mai, Edgar Maier, Waltraud Mieth, Andreas Müller, Fam. Münch, Ernst Pfeiffer, Konrad Roth, Johannes Ruf, Egbert Schelbert, Anton Schenk, Gerold Schlosser, Helmut Schmitt, Georg Schrafl, Georg Stoll, Erwin Taube, Jürgen Tauer, Ulrich Völker, Gunter Weinrich, Martin Wölker und Ulf Zeidler. Frau Ulkrike Strohmeier (LBV-Bezirksgeschäftsstelle Niederbayern) sowie die Herren Dr. Grünwald (Regierung von Niederbayern), Gerhard Hanusch (†) (Regensburg), Gerd Heusinger (Landesamt für Umweltschutz, Außenstelle Kulmbach), Dr. Manfed Kraus (Nürnberg), Günter Moebus (Ansbach) und Claus Nicolaus (LBV-Kreisgruppe FFB) haben die Kontakte zu den Nistkastenbetreuern hergestellt bzw. mein Anliegen an diese weitervermittelt. Außerdem danke ich allen in Tab. 2 namentlich genannten Personen, die mir Direktnachweise (Totfunde, Beifänge, Schlagfallenfänge) lieferten.

Herrn Hans-Joachim Hage (LBV-Kreisgruppe Dachau) danke ich für seine uneigennützige Mitarbeit bei der Gewöllpräparation sowie für die vielen Gespräche und Diskussionen, die mir wichtige Anregungen für diese Untersuchung gegeben haben.

Frau Dr. Renate Angermann (Museum für Naturkunde der Humboldt-Universität Berlin) sowie den Herren Dr. Gerhard Storch (Foschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. Main) und Dr. Fritz Dieterlen (Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart) danke ich für die Möglichkeit, bayerisches Kleinsäugermaterial in ihren Sammlungen durchzusehen.

Literatur

Blohm, T. & G. Heise (1996): Weitere Funde der Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens*) in der nördlichen Uckermark. – Säugetierkd. Inf. 4/20: 176–178.

Borstel, K., S. Hämker & A. Niedenführ (1997): Übersehen oder neu eingewandert? – Arealveränderungen ausgewählter Kleinsäuger in Bremen und dem nördlichen Niedersachsen. – Abh. Westf. Mus. Naturkd. 59: 83–95.

Boye, P., R. Hutterer & H. Benke (1998): Rote Liste der Säugetiere (Mammalia). – Schr.-R. Landschaftspflege und Naturschutz 55: 33–39.

Bülow, B. von (1987): Kleinsäuger im Rotmaintal bei Kulmbach. – LXII. Bericht Naturforschende Gesellschaft Bamberg: 79–81.

Bussmann, M. & R. Feldmann (1995): Aktuelle Nachweise thermophiler Tierarten in Westfalen und angrenzenden Gebieten. – Natur u. Heimat 55: 107–118.

Eichstädt, W. (1997): Ein neuer Fund der Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens*) in der Nähe der Küste des Oderhaffs. – Säugetierkd. Inf. 4/21: 337.

Fiebig, J. & W. Schulz (1996): Weitere Hausspitzmaus-Nachweise (*Crocidura russula*) für Brandenburg. – Säugetierkd. Inf. 4/20: 185–189.

Fiedler, W. & P. Wohlland (1999): Zwei neue Nachweise der Weißrandfledermaus (*Pipistrellus kuhli*) für Deutschland. – Z. Säugetierk. 64: 107–109.

Frank, F. (1984): Zur Arealverschiebung zwischen *Crocidura russula* und *C. leucodon* in NW-Deutschland und zum wechselseitigen Verhältnis beider Arten. – Z. Säugetierk. 49: 65–70.

Genoud, M. & R. Hutterer (1990): *Crocidura russula* (Hermann, 1780) – Hausspitzmaus. – In: Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas. Aula-Verlag, Wiebaden. Band 3/I: 429–452.

Hämker, S., K. Borstel, T. Schikore & H.-K. Nettmann (1996): Veränderungen in der Kleinsäugerfauna des Elbe-Weser-Dreiecks. – Abh. Naturw. Verein Bremen 43/2: 577–587.

Heckenroth, H. (1993): Rote Liste der in Niedersachsen und Bremen gefährdeten Säugetierarten – Übersicht. – Inform. d. Naturschutz Niedersachs. 6: 222–226.

Heidecke, D. & M. Stubbe (1992): Rote Liste der Säugetiere des Landes Sachsen-Anhalt. – Ber. Landesamt Umweltschutz Sachsen-Anhalt 1: 9–12.

Jaschke, W. (1995): Zur Ausbreitung und Etablierung von Feldspitzmaus *(Crocidura leucodon* [HERMANN 1780]) und Gartenspitzmaus *(Crocidura suaveolens* [PALLAS 1811]) im westlichen Brandenburg. – Naturschutz u. Landschaftspflege in Brandenburg 4: 33–35.

Jeanmarie-Besancon, F. (1985): Étude histologique de l'appareil génital de *Crocidura russula* (Insectivora: Soricidae). – Revue suisse Zool. 92: 659–673.

Kahmann, H. (1952): Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna in Bayern. – 5. Ber. Naturforsch. Ges. Augsburg: 147–170.

Kock, D. (1974): Zur Säugetierfauna der Insel Chios, Ägäis (Mammalia). – Senckenbergiana biol. 55: 1–19.

Kraus, M., G. Heusinger & G. Nitsche (1992): Rote Liste gefährdeter Säugetiere (Mammalia) Bayerns (ohne Fledermäuse). – Schriftenreihe Bayer. Landesamt Umweltschutz 111: 21–24.

Leibl, F. (1994): Verzeichnis der Säugetiere der Oberpfalz und ihr Gefährdungsgrad. – Acta Albertina Ratisbonensia 49: 29–36.

Meynen, E. & J. Schmithüsen (1961): Handbuch der naturräumlichen Gliederung Deutschlands. – Bundesanstalt für Landeskunde und Raumforschung, Bad Godesberg.

Nettmann, H.-K. (1995): Klimawandel und Fauna in Mitteleuropa: Beispiele aus dem Wirbeltierbereich und Aufgaben des Naturschutzes. – Angewandte Landschaftsökologie (Bundesamt für Naturschutz Bonn-Bad Godesberg Hrsg.) 4: 155–164.

Niethammer, J. (1979): Arealveränderungen bei Arten der Spitzmausgattung *Crocidura* in der Bundesrepublik Deutschland. – Säugetierkundl. Mitt. 27: 132–146.

Rapp, J. (1999): Beobachtete Trends der Lufttemperatur und der Niederschlagshöhe in Deutschland. – Online-Artikel. / www.rz.uni-frankfurt.de / jrapp / ksb.html

Rapp, J. & C.-D. Schönwiese (1996): Atlas der Niederschlags- und Temperaturtrends in Deutschland 1891–1990. – Frankfurter geowiss. Arb., Serie B, 5: 1–255.

Richter, H. (1963): Zur Verbreitung der Wimperspitzmäuse (*Crocidura,* Wagler, 1832) in Mitteleuropa. – Zool. Abh. Ber. Mus. Tierk. Dresden 26: 219–242.

Roschen, A., L. Hellbernd & H.-K. Nettmann (1984): Die Verbreitung von *Crocidura russula* und *Crocidura leucodon* in der Bremer Wesermarsch. – Z. Säugetierk. 49: 70–74.

Schmidt, A. (1987): Weitere Funde der Gartenspitzmaus (*Crocidura suaveolens*) im Bezirk Frankfurt (Oder). – Naturschutzarb. Berlin u. Brandenburg 23: 17–24.

Schmidt, A. (1998): Zur Verbreitungsgeschichte der Gartenspitzmaus *Crocidura suaveolens* in Ostdeutschland. – Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg 1: 49–52.

Spitzenberger, F. (1985): Die Weißzahnspitzmäuse (Crocidurinae) Österreichs. Mammalia austriaca 8 (Mammalia, Insectivora). – Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum 35: 1–40.

Steinborn, G. (1984): Hausspitzmaus – *Crocidura russula* (Hermann, 1780). – In: Schröpfer, R., R. Feldmann & H. Vierhaus (Hrsg.): Die Säugetiere Westfalens. Abh. Westf. Mus. Naturkd. Münster 46/4: 69–74.

Anhang: Fundortdokumentation

Tabelle 1: Fundortverzeichnis zu Abb. 3: Nachweise 1911–1980, geordnet nach Meßtischblattnummern (Topographische Karten 1:25000). *Crocidura russula* = Spalte 4 („russ."), *Crocidura suaveolens* = Spalte 5 („suav.").

● = Fallenfang oder Totfund ❍ = Gewöllenachweis

TK25/ Quadr.	Fundort/KREIS1)	Jahr2)	russ.	suav.	Sammler bzw. Autor/Beleg3)
5628/3	Wülfershausen/NES	1951	●	●	Harz K.
5727/3	Münnerstadt/KG	1957	●		Kahmann H.
5826/4	Ebenhausen/KG	1977	❍		Niethammer4)
5826/4	Pfersdorf/KG	1977	❍		Niethammer4)
5920/1	Alzenau/AB	1974	❍		Zöller A./SMF
5927/3	Grafenrheinfeld/SW	1977	❍		Niethammer4)
5937/4	Breitenbrunn/WUN	1951		●	Albrecht
6024/3	Stadelhofen/MSP	1977	❍		Niethammer4)
6027/4	Herlheim/SW	1977	❍	❍	Niethammer4)
6028/4	Dingolshausen/SW	1977		❍	Niethammer4)
6028/4	Bischwind/SW	1977	❍	❍	Niethammer4)
6029/2	Oberschleichach/HAS	1980		●	Leipold D.
6035/3	Bayreuth/BT	1952		●	Seubert/SMF
6120/2	Mömlingen/AB	1975	●		Seubert/SMF
6120/4	Erlenbach/MIL	1952	●		Kahmann H.
6120/4	Eisenburg/MIL	1969	●		König/SMNS
6126/2	Prosselsheim/WÜ	1977	❍		Niethammer4)
6126/2	Seligenstadt/WÜ	1977	❍		Niethammer4)
6126/2	Dipbach/WÜ	1977	❍		Niethammer4)
6127/2	Krautheim/KT	1977	❍		Niethammer4)
6127/3	Stadtschwarzach/KT	1977	❍		Niethammer4)
6127/3	Schwarzenau/KT	1977	❍		Niethammer4)
6128/1	Bimbach/SW	1977	❍	❍	Niethammer4)
6133/4	Schottersmühle/FO	1963	●		Seubert/SMF
6133/4	Schottersmühle/FO	1964		●	Seubert/SMF

Tabelle 1: fortgesetzt

● = Fallenfang oder Totfund ○ = Gewöllenachweis

TK25/ Quadr.	Fundort/KREIS[1]	Jahr[2]	russ.	suav.	Sammler bzw. Autor/Beleg[3]
6220/2	Wörth a. Main/MIL	1948	●		Kahmann H.
6221/4	Miltenberg/MIL	1974	●		Seubert/SMF
6225/1	Würzburg/WÜ	1959	●		Herold/ZMB
6227/2	Kleinlangheim/KT	1961		●	Kahmann
6227/3	Hoheim/KT	1977	○	○	Niethammer[4]
6231/2	Hallerndorf/FO	1977		○	Niethammer[4]
6232/4	Reuth/FO	1977		○	Niethammer[4]
6234/1	Pottenstein/BT	1950		●	Brunner G.
6326/1	St. Wolfgang/WÜ	1977	○	○	Niethammer[4]
6427/1	Herrenherchtheim/NEA	1977		○	Niethammer[4]
6428/3	Oberntief/NEA	1977		○	Niethammer[4]
6527/2	Burgbernheim/NEA	1979		○	Zimmermann
6532/4	Nürnberg/Tiergarten/N	1979		●	Kraus M.
6836/1	Parsberg/NM	1959		●	Herold/ZMB
7141/2	Straubing/SR	1950		●	Kästle W.
7142/3	Straßkirchen/SR	1949		○	Kahmann H.
7230/2	Buchdorf/DON	1950		●	Much
7230/2	Kaisheim/DON	1949		○	Kahmann H.
7230/4	Donauwörth/DON	1949		○	Kahmann
7231/4	Marxheim/DON	1912		●	Miller/BMNH
7233/2	Bergheim/Donau/ND	1950		●	Kahmann H.
7233/2	Unterstall/ND	1950		●	Kahmann H.
7233/3	Neuburg/Donau/ND	1950		●	Kahmann H.
7248/4	Klafferstraß/FRG	1951		●	Drexler
7334/2	Reichertshofen/PAF	1911		●	Gerdeissen
7340/4	Dingolfing/DGL	1949		●	Kahmann H.
7344/1	Altermarkt/DEG	1949		●	Bothschafter
7428/2	Dillingen/DLG	1949		○	Kahmann H.
7527/2	Leipheim/GZ	1949		○	Kahmann H.
7636/3	Erching/FS	1950		●	Schiller
7742/3	Altötting/AÖ	1911		●	Ellenrieder
7835/1	München-Nymphenbg./M	1954		●	?
7835/3	München-Thalkirchen/M	1911		●	Scheidacher
7835/4	München-Giesing/M	1911		●	Bähr
7934/2	Stockdorf/STA	1916		●	Metallfabrik
7943/2	München-Forstenr./M	1963		●	Bickel E.
7935/1	München-Großhessell./M	1921		●	Henseler
8033/1	Landstetten/STA	1964	●		Seubert/SMF
8036/2	Aying/M	1949		●	Kahmann H.
8037/3	Feldkirchen-W'ham./RO	1912	●	●	Henseler
8140/1	Rimsting/RO	1950		●	Goedicke
8141/4	Bergen/TS	1944		●	Kahmann H.
8141/4	Bergen/TS	1952		●	Werth E.

[1] Abkürzung der Landkreise entsprechen den amtlichen Kfz-Kennzeichen.

[2] Nachweisjahr (bei Nachweisen in verschiedenen Jahren ist jeweils das letzte (jüngste) Nachweisjahr angegeben).

[3] Bei Gewöllen: Sammler bzw. Einlieferer der Gewölle, alle Belege (Bälge, Schädel, auch Gewölleschädel), soweit nicht anders angegeben, in der Zoologischen Staatssammlung München, sonst: BMNH: British Museum (Natural History) London; SMF: Senckenbergmuseum Frankfurt a. M.; SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart; ZMB: Zoologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin.

[4] Literaturangabe ohne Belege: Niethammer 1979 (s. Literaturverzeichnis).

Tabelle 2: Fundortverzeichnis zu Abb. 3: Nachweise 1990–1999, Legende siehe Tab. 1.

● = Fallenfang oder Totfund ❍ = Gewöllenachweis

TK25/ Quadr.	Fundort/KREIS$^{1)}$	Jahr$^{2)}$	russ.	suav.	Sammler bzw. Autor/Beleg$^{3)}$
5526/4	Oberelsbach/NFS	1995	●		Lütt O./SMF
5625/1	Wildflecken/KG	1994	❍		Zeidler U.
5630/4	Rodach/CO	1991	❍		Schlosser G.
5630/4	Schweighof/CO	1992	❍		Schlosser G.
5631/1	Ahlstadt/CO	1990	❍		Schlosser G.
5631/3	Meeder/CO	1991	❍		Schlosser G.
5631/4	Moggenbrunn/CO	1990	❍		Schlosser G.
5636/3	Naila/HO	1999	●		Nitsche R.
5732/4	Sonnefeld/CO	1992	❍		Hagenbucher
5733/3	Schmeckenlohe/KC	1990	❍		Hagenbucher
5735/2	Schwarzenb. a. W./HO	1999	●		Brendel U.
5736/1	Uschertsgrün/HO	1999	●		Rudroff S.
5821/3	Omersbach/AB	1996	❍		Bürgin H.
5824/2	Dittlofsroda/KG	1996	❍		Zeidler U.
5828/2	Nassach/HAS	1995	❍		Roth. K.
5828/4	Humprechtshausen/HAS	1995	❍		Jäger R.
5829/1	Walchenfeld/HAS	1995	❍		Hömerlein G.
5829/3	Hofheim/HAS	1995	❍		Hömerlein G.
5829/3	Lendershausen/HAS	1995	❍		Hömerlein G.
5831/1	Schottenstein/CO	1993	❍		Hagenbucher
5833/1	Hochstadt a. M./LIF	1993	❍		Bäumler M.
5833/1	Trainau/LIF	1990	❍	❍	Bäumler M.
5833/1	Trainau/LIF	1998	❍		Schlosser G.
5833/4	Altenkunstadt/LIF	1995	●		Bäumler M.
5835/3	Ludwigschorgast/KU	1994	❍		Hinzel
5921/1	Blankenbach/AB	1996	❍		Bürgin H.
5921/1	Mömbris/AB	1996	❍		Bürgin H.
5921/3	Wenighösbach/AB	1996	❍		Bürgin H.
5924/4	Aschfeld/MSP	1998	❍		Biernoth G.
5925/4	Büchold/MSP	1998	❍		Biernoth G.
5926/1	Wülfershausen/SW	1994	❍		Roth K.
5926/2	Obbach/SW	1990	❍		Roth K.
5927/1	Niederwern/SW	1993	❍		Roth K.
5927/2	Schonungen/SW	1993	❍		Roth K.
5927/3	Grafenrheinfeld/SW	1994	❍		Roth K.
5927/4	Gochsheim/SW	1993	❍		Roth K.
5928/1	Löffelsterz/SW	1995	❍		Roth K.
5928/3	Ottendorf/HAS	1997	❍		Jäger H.
5930/2	Ebern/HAS	1995	❍		Maier E.
5930/3	Hermannsberg/HAS	1995	❍		Grübert W.
5930/4	Reckendorf/BA	1995	❍		Wölker M.
5931/2	Döringstadt/LIF	1992	❍		Bäumler M.
5932/1	Kümmel/LIF	1995	●		Kraft R.
5932/1	Loffeld/LIF	1995	●		Kraft R.
5933/2	Görau/LIF	1996	❍		Münch
5934/1	Steinenhausen/KU	1994	●		Haug
5934/1	Katschenreuth/KU	1995	●		Haug
5934/4	Neuenreuth/KU	1995	❍		Heusinger G.
6020/1	Stockstadt/AB	1997	❍		Bürgin H.
6021/1	Straßbessenbach/AB	1996	❍		Bürgin H.
6021/2	Oberbessenbach/AB	1996	❍		Bürgin H.
6025/1	Heßlar/MSP	1998	❍		Biernoth G.

Tabelle 2: fortgesetzt

● = Fallenfang oder Totfund ❍ = Gewöllenachweis

TK25/ Quadr.	Fundort/KREIS[1)]	Jahr[2)]	russ.	suav.	Sammler bzw. Autor/Beleg[3)]
6025/2	Amstein/MSP	1998	❍		Biernoth G.
6026/3	Erbshausen/WÜ	1998	❍		Issing H.
6028/1	Pusselsheim/SW	1994	❍		Roth K.
6029/1	Eschenau/HAS	1996	❍		Jäger H.
6029/1	Knetzgau/HAS	1996	❍		Jäger H.
6029/2	Oberschleichach/HAS	1996	❍		Jäger H.
6029/2	Sand/HAS	1996	❍		Jäger H.
6029/4	Neuschleichach/HAS	1995	❍	❍	Achtziger P.
6030/1	Gleisenau/HAS	1996	❍		Jäger H.
6030/3	Lembach/HAS	1995	❍	❍	Jäger H.
6030/3	Roßstadt/HAS	1996	❍		Jäger H.
6031/4	Bamberg/BA	1995	❍		Bolick-Zander
6129/4	Burgwindheim/BA	1994		❍	Bolick-Zander
6131/3	Vorra-Frensdorf/BA	1995		❍	Bolick-Zander
6229/2	Thüngfeld/BA	1996	❍		Schmitt H.
6230/2	Pommersfelden/BA	1996		❍	Schmitt H.
6325/3	Allersheim/WÜ	1993	❍		Kaus D.
6327/3	Bullenheim/NEA	1993	❍		Kaus D.
6328/1	Ziegenbach/NEA	1995	❍		Kaus D.
6328/3	Krassolzheim/NEA	1995	❍	❍	Kaus D.
6328/4	Hürfeld/NEA	1995		❍	Kaus D.
6427/2	Ulsenheim/NEA	1993		❍	Kaus D.
6427/4	Ergersheim/NEA	1993	❍	❍	Kaus D.
6428/4	Ipsheim/NEA	1995		❍	Kaus D.
6430/3	Elgersdorf/NEA	1995		❍	Taube E.
6436/2	Süß/AS	1997		❍	Leitl R.
6436/3	Iber/AS	1995		❍	Leitl R.
6437/3	Kainsricht/AS	1997		❍	Leitl R.
6526/2	Neustett/AN	1997	❍		Mai W.
6527/2	Habelsee/AN	1993		❍	Kaus D.
6527/2	Hilpertshof/NEA	1993		❍	Kaus D.
6527/2	Burgbernheim/NEA	1995	❍	❍	Kaus D.
6527/3	Hartershofen/AN	1997	❍		Mai W.
6527/3	Steinsfeld/AN	1997	❍		Mai W.
6529/2	Markt Elbach/NEA	1993		❍	Kaus D.
6538/1	Schleißdorf/AS	1997		❍	Leitl R.
6626/4	Bettenfeld/AN	1997	❍		Mai W.
6627/3	Bockenfeld/AN	1997	❍		Mai W.
6627/3	Diebach/AN	1997	❍		Mai W.
6833/2	Bischofsholz/RH	1996		❍	Bäuerlein
6944/3	Zuckenried/RE	1990	●		Stiefel D.
7029/1	Ehingen am Ries/DON	1997		●	Leitner B.
7029/4	Laub/DON	1998		❍	Ruf J.
7038/1	Graß/R	1998		❍	Schelbert E.
7141/3	Feldkirchen/SR	1997		❍	LBV Ndby.
7142/2	Albertskirchen/SR	1997		❍	LBV Ndby.
7142/3	Straßkirchen/SR	1997		❍	LBV Ndby.
7233/4	Rohrenfeld/ND	1996		❍	Weinrich G.
7238/2	Deutenhof/R	1998		❍	Schelbert E.
7241/1	Fierlbrunn/SR	1993		❍	Christof A.
7242/1	Büchling/SR	1997		❍	Christof A.
7242/2	Rottenmann/DEG	1992		❍	Christof A.

Tabelle 2: fortgesetzt

● = Fallenfang oder Totfund ❍ = Gewöllenachweis

TK25/ Quadr.	Fundort/KREIS[1]	Jahr[2]	russ.	suav.	Sammler bzw. Autor/Beleg[3]
7242/4	Wallersdorf-Moos/DGF	1994		❍	Aichner D.
7243/3	Aholming/DEG	1997		❍	Tauer J.
7243/3	Tabertshausen/DEG	1997		❍	Tauer J.
7243/4	Wisselsing/DEG	1996		❍	Tauer J.
7328/1	Reistingen/DLG	1995	❍		Stoll G.
7328/3	Wittislingen/DLG	1993	❍		Stoll G.
7328/4	Bergheim/DLG	1995	❍		Stoll G.
7328/4	Kloster Mödingen/DLG	1995	❍		Stoll G.
7329/3	Deisenhofen/DLG	1995	❍		Stoll G.
7333/3	Ludwigsmoos/ND	1996		❍	Weinrich G.
7342/1	Kleegarten/DGF	1994		❍	Aichner D.
7342/1	Pilstingermoos/DGF	1997		❍	Aichner D.
7342/1	Pöringerschwaig/DGF	1994		❍	Aichner D.
7342/2	Poldering/DGF	1993		❍	Christof A.
7343/1	Wallerfing/DEG	1997		❍	Tauer J.
7343/4	Hintergrub/DGF	1994		❍	Aichner D.
7344/1	Künzing/DEG	1997		❍	LBV Ndby.
7428/2	Donaualtheim/DLG	1993	❍		Leitner B.
7429/1	Schretzheim/DLG	1995	❍		Stoll G.
7431/4	Pichl/AIC	1992		❍	Bauer U.
7534/3	Hilgertshausen/DAH	1998		●	Auernhammer
7627/2	Oxenbronn/GZ	1998	❍		Gögler M.
7634/2	Vierkirchen/DAH	1997		❍	Hage H.-J.
7637/1	Eitting/ED	1996		❍	Krafft C.
7637/3	Schwaig/ED	1992		❍	Kraft R.
7727/4	Zaiertshofen/GZ	1998	❍		Gögler M.
7830//2	Schwabmünchen/A	1994		❍	Bauer U.
7926/2	Pleß/MN	1994	❍		Frehner G.
7926/4	Heimertingen/MN	1993	❍		Frehner G.
7927/4	Ungerhausen/MN	1998	●		Kraft R.
8027/1	Benningen/MN	1993		❍	Frehner G.

Dr. Richard Kraft, Zoologische Staatssammlung München, Münchhausenstr. 21,
81247 München.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 131–153	Bonn, Dezember 2000

Wachstumsbedingte Proportionsveränderungen am Schädel des Bibers, *Castor fiber* L., 1758 (Rodentia, Castoridae): Taxonomische Bedeutung und Diskussion funktioneller Aspekte

Sylke Frahnert

Abstract. In order to evaluate the taxonomy of the European beaver, *Castor fiber* L., 1758, the development of skull proportions during ontogenetic growth is described. The allometric analysis was based on measurements of 72 characters in 272 skulls from beavers of the German population, *Castor fiber albicus* Matschie, 1907. Special attention was given to metrical characters used for taxonomic differentiation of this species. In all former taxonomic systems and reconstructions of the relationship between populations, allometry was not considered adequately. Based on representative examples it is shown that neglecting the influence of body size on skull proportions results in incorrect taxonomic interpretations. A revision of the taxonomy of the European beaver seems to be necessary.

Key words. Mammalia, Rodentia, *Castor*, taxonomy, allometry.

Einleitung

Im Verlauf des postembryonalen Wachstums erhöht sich die Schädelgröße des Bibers ungefähr auf das Doppelte. Da man davon ausgehen muß, daß aufgrund funktioneller Zusammenhänge nicht alle Ausdehnungen isometrisch zunehmen (Klatt 1913; Röhrs 1959; Rensch 1972), sind tiefgreifende Proportionsveränderungen am Schädel im Verlauf des Wachstums zu erwarten.

Allometrische Verhältnisse wurden in der intraspezifischen Taxonomie des Bibers, die insbesondere auf Unterschieden in Schädelproportionen beruht, bisher nicht hinreichend berücksichtigt. Sie sollten jedoch gerade hier von besonderer Bedeutung sein: Einerseits weisen die Tiere verschiedener Populationen im Durchschnitt unterschiedliche Körpergrößen auf; andererseits treten Veränderungen der Körpergröße, auch in Abhängigkeit von der Populationsdichte (Baumgart 1990), modifikativ auf, was insbesondere durch verschiedene Umsiedlungsprojekte bestätigt werden konnte (Witola 1988; Sawelev & Stawrowskij 1989).

Ziel der vorliegenden Studie ist es daher, die ontogenetischen Proportionsveränderungen am Schädel des Bibers zu beschreiben. Diese Untersuchung wurde beispielhaft an der Population von der Elbe (*Castor fiber albicus* Matschie, 1907) durchgeführt, da diese eine der wenigen authochthonen eurasischen Populationen darstellt, von der umfangreiches Untersuchungsmaterial vorliegt. Neben der Interpretation funktioneller Aspekte der Porportionsveränderungen soll gezeigt werden, welche Relevanz ontogenetische Allometrien im Rahmen der bislang angewandten taxonomischen Verfahren haben. Die daraus gewonnenen Ergebnisse erlauben eine Evaluierung der widersprüchlichen Ansichten zur Taxonomie des Eurasischen Bibers.

Material und Meßmethodik

Die wesentliche Grundlage der vorliegenden Analyse bildete eine Kollektion von Schädeln des Elbe-Bibers (*Castor fiber albicus*) am Institut für Zoologie der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Von diesen seit 1950 im Großeinzugsgebiet der Elbe gesammelten Schädeln wurden insgesamt 272 vermessen, wobei die Geschlechter ungefähr zu gleichen Teilen in der Stichprobe vertreten sind (141 Weibchen : 128 Männchen). Von den Tieren sind neben der Geschlechtsangabe die Funddaten sowie die äußeren Körpermaße verfügbar. Die Bestimmung des Lebensalters erfolgte nach Zahnschliffen (Stiefel & Piechocki 1986, insgesamt ca. 50 Tiere) sowie nach einem Zahnwurzelindex (Lux 1990, alle Tiere). Darüber hinaus konnten außerdem wenige Schädel von Tieren weiterer Biberpopulationen vermessen werden (s. Tab. 1). Auf diese wurde die Nomenklatur nach Heidecke (1986) angewandt.

Tabelle 1: Untersuchungsmaterial.

Herkunft der Schädel	gesamt	Anzahl mit Geschlechtsangabe Weibchen	Anzahl mit Geschlechtsangabe Männchen
Castor fiber albicus	272	141	128
Castor fiber galliae	5	1	1
Castor fiber (Donau)	7	–	–
Castor fiber fiber (Bayern)	5	–	–
Castor fiber fiber	2	–	–
Castor fiber osteuopaeus	12	6	5
Castor fiber birulai	9	1	
Castor canadensis	6	–	–

Von allen Schädeln wurden insgesamt 71 Längen- und 1 Volumenmaß ermittelt. In Abbildung 1 sind die Meßstrecken bis auf die der Zähne dargestellt. Die detaillierte Definition der Meßstrecken ist dem Anhang zu entnehmen.

Die Abnahme der linearen Maße erfolgte einmalig mittels Meßschieber auf 0,1 mm genau. Die Meßstrecke Nr. 31 war nur mit einem selbstgefertigten Tasterzirkel meßbar. Soweit die Meßstrecken nicht über die Mediane reichten bzw. an ihr entlang verliefen, wurden die Maße für jede Schädelseite getrennt abgenommen und beide Meßwerte gemittelt. Dies erschien notwendig, da der Schädel des Bibers, wie der anderer aquatischer bzw. semiaquatischer Säugetiere, zum Teil deutlich asymmetrisch gebaut ist (Frahnert 1993). Die Ermittlung der Schädelkapazität erfolgte mit Bleischrot (ca. 1 mm) mit der Genauigkeit von 1 ml.

Statistische Auswertungsmethoden

Zur Beschreibung von Proportionsveränderungen müssen Meßstrecken zueinander in Relation gesetzt werden. Um die Veränderungen der einzelnen Maße vergleichen zu können, sind alle einzelnen Meßstrecken in Relation zu einem Bezugmaß zu betrachten, welches die Körper- oder Schädelgröße gut charakterisiert.

Einzelne Meßstrecken beeinflussen einander nicht direkt, sondern werden jeweils durch das Alter und das damit verbundene Wachstum verändert. Deshalb erfolgte die Beschreibung der wachstumsbedingten Proportionsveränderungen anhand der Statistik für allometrische Prozesse (Rempe 1962; Ehrich & Rempe 1980). In deren Zentrum steht die Allometriegerade, welche die Relation von zwei Meßstrecken (Meßstrecke y und Bezugsmaß x) beschreibt, bei der jedoch beide als Regressanden auftreten:

$$\hat{y} = a * \hat{x} - b$$

mit

a ... Allometrieexponent (Anstieg der Allometriegeraden)
b ... Allometriekonstante (Schnittpunkt der Allometriegeraden mit der y-Achse)

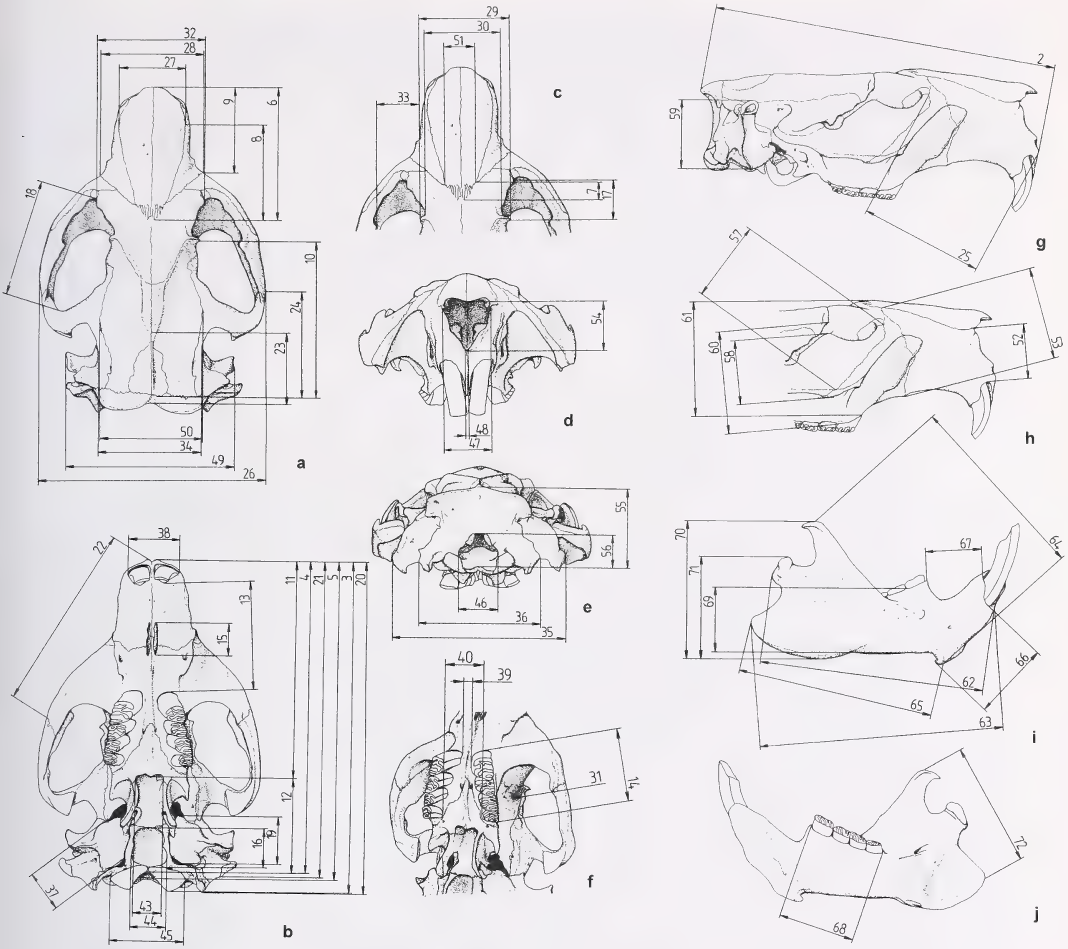

a
b
c
d
e
f
g
h
i
j
32
28
27
9
6
8
18
10
24
23
50
34
49
26
29
30
51
33
7
17
54
48
47
55
56
46
36
35
40
39
31
14
38
22
13
15
11
4
21
5
3
20
12
16
19
37
43
44
45
59
2
25
57
61
60
58
52
53
70
71
69
67
64
66
62
65
63
72
68

Abb. 1: Lage der Meßstrecken, dargestellt an einem Schädel von *Castor fiber albicus* (Definitionen s. Anhang).

Die Größen x̂ und ŷ sind dabei Schätzwerte der logarithmierten Meßwerte x und y über das reziproke Ontogenesealter (z), welches die Summe aus Lebensalter (von Geburt an) und Tragzeit (106 Tage beim Biber) darstellt:

$$\hat{x} = a_x * z + b_x$$

$$\hat{y} = a_y * z + b_y$$

Zur Beschreibung der Veränderungen zwischen beiden Meßstrecken ist insbesondere der Allometrieexponent von Bedeutung. Dessen Berechnung erfolgte nach Rempe (1962) sowie Ehrich & Rempe (1980):

$$a = \frac{S_{yz}}{S_{xz}}$$

mit S_{yz}... Summe der Abweichungsprodukte zwischen y und z
S_{xz}... Summe der Abweichungsprodukte zwischen x und z

Die Berechnung des Allometrieexponenten erfolgte mit Hilfe des SAS-Programmpaketes. Als Bezugsmaß, welches die Schädelgröße gut charakterisiert, wurde die Basallänge gewählt, da diese Meßstrecke einen guten Eindruck von der Gesamtgröße des Schädels vermittelt, häufig verwendet wird und gut meßbar ist.

Um eine Interpretation der ermittelten Exponenten zu erleichtern, kann für lineare Dimensionen der Anstieg a der Allometriegeraden nach Rempe (1970) über folgende Formel in den „Allometriefuß" (AF)

$$\textit{Allometriefuß} = (\exp(a * \ln 1{,}1) * 100 - 100)\ \%$$

umgerechnet werden. Er gibt an, um wieviel Prozent y größenbedingt ansteigt, wenn x um 10 % zunimmt. Bei einem Allometrieexponenten a von 1, der Isometrie anzeigt, beträgt der Allometriefuß 10 %. Werte von über 10 % geben positive, Werte unter 10 % negative Allometrie an. Da Volumenmaße in drei Dimensionen zunehmen, beträgt für sie nach angepaßter Formel der Allometriefuß für Isometrie (a = 1) 33,1 %.

Die Berechnung der Allometrieexponenten und -füße erfolgte ohne Diskriminierung der Geschlechter. Nach Frahnert (1993) tritt bis auf wenige im Text erwähnte Beispiele in den allometrischen Beziehungen kein beachtenswerter Sexualdimorphismus auf.

Ergebnisse

Der Schädel des Bibers dehnt sich ontogenetisch insgesamt mehr in der Länge als in der Breite aus (Abb. 2 und 3). Der rundliche Schädel neugeborener Tiere streckt sich somit in der Ontogenese zusehends. Verdeutlicht wird diese Tatsache insbesondere durch die leichte negative Allometrie der größten Schädelbreite gegenüber der Basallänge. Außerdem wächst der Hirnschädel negativ allometrisch, der rostrale Teil des Schädels jedoch leicht positiv allometrisch zur Basallänge, so daß sich das Verhältnis der beiden Schädelteile zugunsten des rostralen Teils verschiebt.

Die Ebene, in der das Foramen magnum liegt, verändert mit der Schädelgröße ihre Lage in Bezug zu der Frontalebene, auf der sich Basion und Prosthion befinden (Abb. 4). So zeigt die negative Allometrie sowohl der Profillänge als auch der Distanz zwischen Prosthion und Opisthion gegenüber der Basallänge eine Erhöhung des Winkels zwischen beiden Ebenen an. Die Ausbildung der Crista occipitalis, die in die Profillänge eingeht, wirkt diesem Trend zwar entgegen, gleicht aber die beschriebene negative Allometrie nicht aus.

Bei der folgenden detaillierten Darstellung der Proportionsveränderungen einzelner Teile des Schädels erscheint die in der Literatur häufig verwendete Unterteilung in Hirn- und Gesichtsschädel nicht geeignet. Einerseits war es unmöglich, eine exakte Definition für die Grenze zwischen beiden Schädelteilen zu finden. Andererseits müßten die Orbita und der knöcherne Gaumen mit den Zahnreihen in den Gesichtsschädel einbezogen werden. Da diese jedoch im Vergleich zum rostralen Schädel ein anderes allometrisches Verhalten zeigen, wurden die Teile gesondert betrachtet, so daß folgende Einteilung für die Beschreibung als sinnvoll betrachtet wurde:

Hirnschädel (caudaler Teil des Schädels, rostral bis zum Processus postorbitalis auf der Dorsalseite und bis zum Hinterrand des knöchernen Gaumens auf der Ventralseite reichend).

Zentraler Teil des Schädels (rostral an den Hirnschädel angeschlossen, umfaßt die Orbita, den Jochbogen bis zu dessen vorderem Innenrand und den knöchernen Gaumen bis zum mesialen Rand der Backenzahnreihe).

Rostraler Teil des Schädels (Schnauzenregion, die sich rostral an den zentralen Teil anschließt).

Unterkiefer.

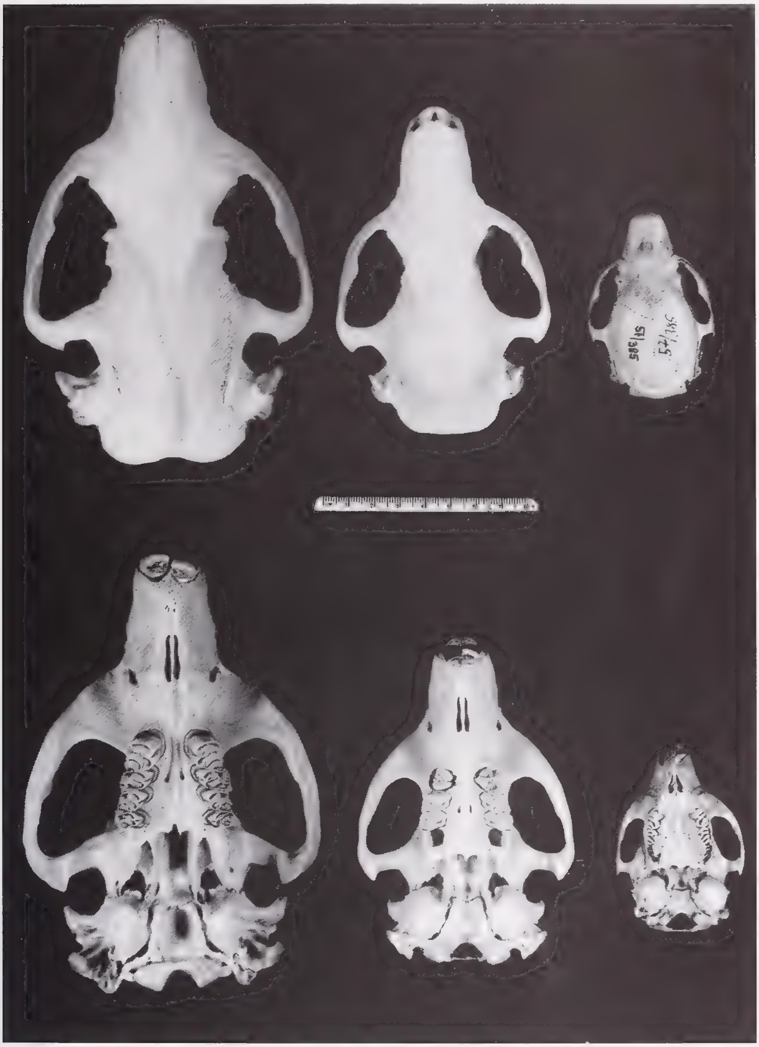


Abb. 2–3: Schädel eines 0,5 Monate, 10 Monate und 8,5 Jahre alten *Castor fiber albicus* in Dorsalansicht (2, oben) und Ventralansicht (3, unten).

Die Allometrieexponenten und Allometriefüße aller Merkmale zum Bezugsmaß Basallänge wurden in Tabelle 2 zusammengefaßt. Die Beschreibung der ontogenetischen Proportionsveränderungen im Text erfolgt anhand des Allometriefußes (AF), welcher in Klammern angegeben wird. Anhand der Abbildungen 2 bis 8 sind die während des Wachstums auftretenden Proportionsveränderungen nachzuvollziehen. Für den Oberschädel und den Unterkiefer wurde in diesen Abbildungen jeweils die gleiche Vergrößerung genutzt.

Tabelle 2: Allometrieexponenten und -füße der Merkmale gegenüber der Basallänge für *Castor fiber albicus*.

Merkmal-Nr.	Allometrie-exponent	Allometriefuß	n		Merkmal-Nr.	Allometrie-exponent	Allometriefuß	n
1	1,1114	11,174	257		38	0,9753	9,741	265
2	0,9091	9,051	268		39	-0,1165	-1,104	261
3	0,9467	9,443	266		40	0,3427	3,320	148
5	0,8909	8,862	268		41	0,7045	6,945	257
6	1,1469	11,551	264		42	0,9258	9,225	148
7	1,4969	15,327	267		43	0,4087	3,972	268
8	0,9580	9,560	267		44	1,0646	10,679	266
9	1,0293	10,308	264		45	0,5003	4,883	258
10	0,8485	8,423	268		46	0,2395	2,309	268
11	0,9114	9,075	267		47	0,8820	8,770	262
12	1,2237	12,370	267		48	0,2236	2,154	268
13	1,0729	10,767	264		49	0,9030	8,988	260
14	0,6850	6,747	257		50	0,3209	3,106	268
15	0,9211	9,175	268		51	0,6006	5,891	267
16	1,3992	14,266	266		52	1,1069	11,126	247
17	0,6094	5,980	268		53	0,9828	9,820	267
18	1,0719	10,756	256		54	1,1927	12,039	266
19	0,6949	6,848	267		55	0,8355	8,289	267
20	0,9625	9,608	264		56	0,1050	1,006	267
21	0,9251	9,218	266		57	1,1039	11,095	267
22	0,9679	9,664	267		58	1,3881	14,145	253
23	3,2585	36,420	217		59	0,9858	9,851	255
24	0,6275	6,163	266		60	1,1558	11,645	256
25	1,0082	10,086	266		61	1,0441	10,463	262
26	0,9362	9,333	266		62	0,8691	8,636	260
27	0,8097	8,023	265		63	0,9005	8,961	252
28	1,0317	10,333	267		64	1,0466	10,490	259
29	0,8722	8,668	268		65	0,9315	9,284	255
30	0,8334	8,267	268		66	0,8692	8,637	254
31	-0,1904	-1,798	261		67	0,6857	6,753	258
32	0,9716	9,703	268		68	0,4912	4,793	247
33	0,7518	7,428	255		69	0,7587	7,499	231
34	0,4260	4,144	268		70	1,1098	11,158	260
35	0,9034	8,992	268		71	1,1923	12,035	264
36	0,7077	6,977	266		72	1,0446	10,468	251
37	0,4196	4,081	266					

Hirnschädel

Wie bereits eingangs erwähnt, bleibt der Hirnschädel in seinem Wachstum hinter dem des Gesichtsschädels zurück. So zeigt z. B. die Hirnraumlänge als größte Ausdehnung innerhalb des Hirnschädels deutlich eine negative Allometrie gegenüber der Basallänge (AF: 8,4 %).

Gleiches ist für das Hirnvolumen zu erkennen. Sein Allometriefuß (AF: 11,2 %) liegt erheblich unter dem für Raummaße Isometrie anzeigenden Wert von 33,1 %. In diesem Zusammenhang ist auch die größte Breite der Parietalia (AF: 3,1 %) und die geringste Breite an den Temporalia (AF: 4,1 %) gegenüber der Basallänge stark negativ allometrisch.

Das Foramen magnum wächst sowohl in der Höhe (Längsdurchmesser) als auch in der Breite äußerst geringfügig. Da die Breite des Foramen (AF: 2,3 %) jedoch einen

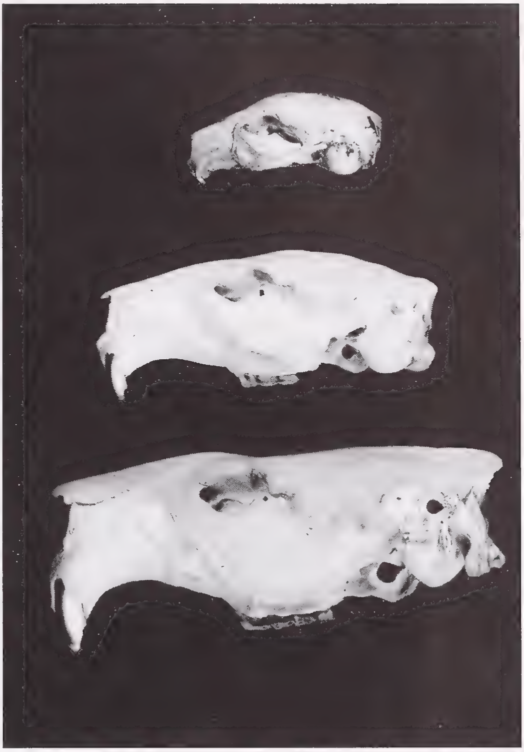


Abb. 4: Schädel eines 0,5 Monate, 10 Monate und 8,5 Jahre alten *Castor fiber albicus* in Rostralansicht (5, links) und Caudalansicht (6, rechts).

deutlich höheren Allometriefuß besitzt als die Höhe (Längsdurchmesser, AF: 1,0 %), verschiebt sich das Verhältnis beider Dimensionen in der postembryonalen Entwicklung zugunsten der Breite. Die Basionhöhe zeigt zwar ebenfalls eine negative Allometrie, sie wächst jedoch mehr als 8mal stärker als die Höhe (Längsdurchmesser) des Foramen magnum. So nimmt die relative Höhe des über dem Foramen magnum gelegenen Planum nuchale gegenüber der Basallänge mit der Vergrößerung letzterer deutlich zu.

Analog der Höhe zeigen auch die Breitenmaße des Hinterhaupts negative Allometrie, was besonders an der Breite der Hinterhauptscondylen (AF: 4,9 %) und der Breite über die Basen der Processus jugulares deutlich wird (AF: 7,0 %). Der Processus mastoideus wächst postembryonal kräftig nach lateral und ventral aus und wirkt so der negativen Allometrie des Hinterhaupts entgegen. Dabei verhält sich die Mastoidbreite (AF: 9,0 %) jedoch noch deutlich negativ gegenüber der Basallänge.

Die auf der Ventralseite des Hirnschädels gelegenen Bullae tympani weisen wiederum starke negative Allometrie auf. In der postembryonalen Entwicklung kann eine Streckung der Bullae dargestellt werden (Länge AF: 6,8 %, Breite AF: 4,1 %). Diese Streckung geht in der vorliegenden Untersuchung jedoch maßgeblich auf die Ausbildung des Processus muscularis tympanici zurück, der aus meßtechnischen Gründen in das Längenmaß einbezogen wurde.

Die Gehörgänge wachsen stärker als die Bullae tympani, was an dem isometrischen Verhalten der Höhe der Felsenbeinpyramide zu erkennen ist (AF: 9,9 %). Dabei wachsen sie vor allem nach dorsal, so daß die Breite über beide Gehörgänge (AF: 9,0 %) wieder stärker negativ allometrisch ist als die Höhe der Felsenbeinpyramide.

Im Gegensatz zu den Bullae tympani zeigt die Fossa occipitalis im Basioccipitale sowohl in der Breite als auch in ihrer Länge ein mindestens ebenso starkes Wachstum wie die Basallänge. Der Allometriefuß der Länge (AF: 14,3 %) ist jedoch bedeutend größer als der der Breite (AF: 10,7 %). So wird aus einer rundlichen, flachen Grube beim Jungtier eine längliche, ovale Fossa mit starker Tiefe beim Adultus.

Auf der Dorsalseite des Hirnschädels befindet sich mit der Länge der Crista sagittalis von allen Meßstrecken diejenige mit der höchsten positiven Allometrie (AF: 36,4 %). Die Crista entsteht dabei durch die caudale Verschmelzung der Liniae semicirculares mit der Entwicklung des Musculus temporalis.

Zentraler Teil des Schädels

Der gesamte zentrale Bereich des Schädels ist mit Ausnahme der Höhenmaße und der Meßstrecken der Jochbögen stark negativ allometrisch gegenüber der Basallänge.

Die beiden die Größe der Orbita beschreibenden Meßstrecken, die Länge zwischen der größten Breite des Frontale und dem Processus postorbitalis (AF: 6,0 %) bzw. die Orbitalbreite (AF: 7,4 %), sind gegenüber der Basallänge deutlich negativ allometrisch. Der gesamte Bereich zwischen den Orbitae verhält sich ebenfalls negativ allometrisch. Da die Stirnbreite (AF: 8,7 %) einen ähnlichen (sogar etwas geringeren) Allometriefuß besitzt wie die größte Schädelbreite über die Jochbögen (AF: 9,3 %), muß die relative Abnahme der Breite der Orbita durch die Annäherung der Spina frontalis zygomatici an die Mediane erfolgen.

Die Processus postorbitales entfalten sich in der postembryonalen Entwicklung trotz der negativen Allometrie der über sie gemessenen Breite gegen die Basallänge (AF: 8,7) sichtlich. Dies ergibt sich aus den relativ zu diesem Maß geringeren Allometriefüßen umgebender Meßstrecken. So weist z.B. die Interorbitalbreite gegenüber der Basallänge einen geringfügig kleineren Allometriefuß (AF: 8,3 %) auf. Der kräftige Zuwachs des gesamten „Überaugendaches“, welches als Ansatzstelle für den Musculus temporalis eine gewichtige Rolle spielt, wird insbesondere durch das Verhalten der Zwischenaugenbreite hervorgerufen. Diese Meßstrecke wird postnatal nicht nur relativ zur Basallänge, sondern auch absolut kleiner (AF: –1,8 %). Das bedeutet, daß sich bei einer Größenzunahme der Basallänge um 10 % die Zwischenaugenbreite um fast 2 % verringert.

Im Gegensatz zu diesen Meßstrecken verhält sich die größte Länge innerhalb des Jochbogens (AF: 10,8 %) gegenüber der Basallänge leicht positiv allometrisch. Dies muß durch eine caudale Ausdehnung des Processus zygomaticus squamosi in der postembryonalen Entwicklung hervorgerufen werden, da alle weiteren Längen- und Breitenmaße in diesem Bereich negative Allometrie aufweisen. Ebenfalls zeigen die beiden Höhenmaße der Jochbögen (AF: 11,1 % bzw. 14,1 %) positive Allometrie gegenüber der Basallänge.

Auf der Ventralseite des zentralen Schädelbereiches befindet sich der hintere Teil des knöchernen Gaumens mit den Zahnreihen. Alle damit in Verbindung stehenden Meßstrecken zeigen, wie bereits auf der Dorsalseite notiert, negative Allometrie. So wachsen auch die Breite der Choanen (AF: 4,0 %) und die Länge des Gaumens (AF: 9,1 %) gegenüber der Basallänge negativ allometrisch.

Die oberen Zahnreihen (AF: 6,7 %) zeigen in ihrer Länge ein geringeres Wachstum als die Basallänge. Doch neben der relativen Größe der Zahnreihen verändert sich auch ihre Lage im Oberkiefer. Während die Gaumenbreite zwischen den P^4 bzw. dP^4 (AF: –1,1 %) bei Zunahme der Basallänge absolut abnimmt, zeigt die Gaumenbreite zwischen den M^3 (AF: 3,3 %) eine starke negative, jedoch nur eine relative und nicht absolute Verringerung dieser Meßstrecke an. Aufgrund dieser Verhältnisse nähern sich die ursprünglich nahezu parallel angelegten Zahnreihen in der Ontogenese rostral, so daß sie beim Adultus V-förmig zueinander stehen. Daß die absolute nega-

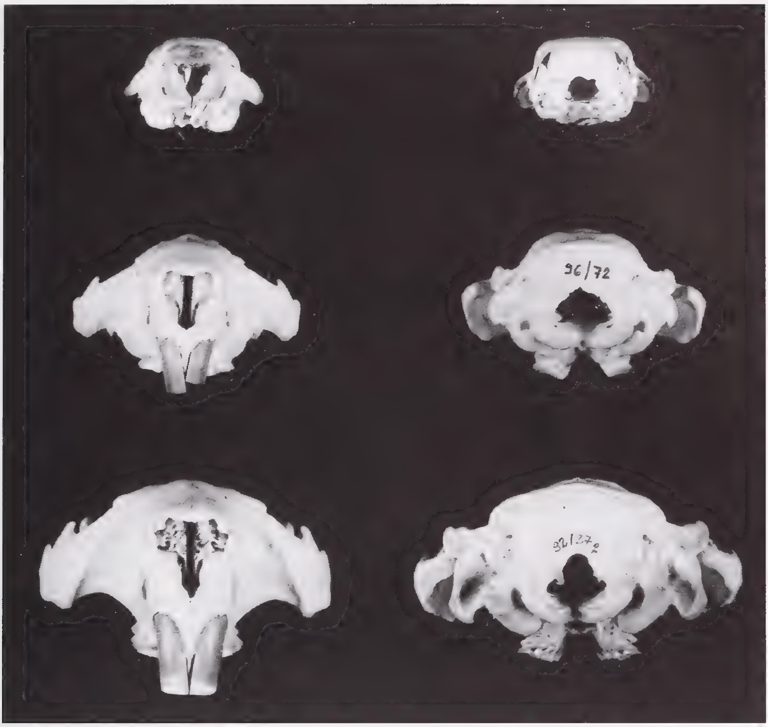


Abb. 5–6: Schädel eines 0,5 Monate, 10 Monate und 8,5 Jahre alten *Castor fiber albicus* in Rostralansicht (5, links) und Caudalansicht (6, rechts).

tive Allometrie der Gaumenbreite zwischen den P^4 bzw. dP^4 strenggenommen nur bei den Weibchen auftritt, ist für diese Schlußfolgerung ohne Belang, da diese Meßstrecke bei den Männchen trotzdem eine viel stärker negative Allometrie aufweist als die Gaumenbreite zwischen den M^3 (Frahnert 1993). Die Breite der Alveolen der Prämolaren (bzw. deren Milchzähnen) (AF: 6,9 %) besitzt gegenüber der Basallänge ein stärker negativ allometrisches Verhalten als die der Alveolen der M^3 (AF: 9,2 %). Bei ungefähr gleicher Ausgangsbreite der Alveolen nimmt also deren Breite an den M^3 stärker zu als an den P^4.

Die Höhenmaße des Schädels über den Zahnreihen sind hingegen wie die des Jochbogens mindestens isometrisch (Abstand des Processus postorbitalis vom Vorderrand der Alveole des M^1, AF: 11,6 %; Oberkieferhöhe, AF: 10,5 %).

Rostraler Teil des Schädels

Die deutliche postembryonale Streckung des Schädels geht insbesondere auf das Wachstum des rostralen Schädels zurück. Am auffälligsten ist in dieser Hinsicht die positive Allometrie der Länge der Nasalia gegenüber der Basallänge (AF: 11,6 %).

Während der Verlängerung der Nasalia nimmt ihre relative Breite (AF: 8,0 %) deutlich ab. Die Stelle ihrer größten Breite verschiebt sich leicht zu ihrem proximalen Ende, da diese Entfernung sich nahezu isometrisch zur Basallänge verhält (AF: 9,6 %), während die Nasalia insgesamt positiv allometrisch sind.

Der gesamte Nasenteil wächst sowohl in seiner Länge (AF: 10,3 %) als auch in der Breite (Breite des Praemaxillare an der Maxillarnaht, AF: 10,3 %) ungefähr mit gleicher Intensität wie die Basallänge. Auch die größte Breite des Frontale (AF: 9,7 %) und die auf der Ventralseite über beide Alveolen der Incisivi gemessene apikale Breite des Gesichtsschädels (AF: 9,7 %) unterscheiden sich nicht deutlich von der Isometrie. Da außerdem die Breite der Nasalia negative Allometrie aufweist, scheint sich der Nasenteil vor dem Ansatz der Jochbögen postembryonal etwas zu verjüngen.

Mit der Länge der Foramina incisiva (AF: 9,2 %) und der Breite der Nasenöffnung (AF: 8,8 %) weisen weitere Maße in diesem Schädelbereich negative Allometrie zur Basallänge auf. Die Nasenöffnung ist zwar in ihrer Breite negativ, ihre Höhe (AF: 12,0 %) jedoch stark positiv allometrisch, so daß sich postnatal das Verhältnis von Breite zu Höhe deutlich zugunsten der Höhe verschiebt. An der Basis weist die Breite der Nasenöffnung (AF: 2,2 %) eine noch größere negative Allometrie als ihre größte Breite auf, wodurch die ungefähr dreieckige Form dieser Öffnung mit dem Wachstum verstärkt wird.

Die Länge des Diastema (AF: 10,8 %) ist wiederum positiv allometrisch zur Basallänge, wenngleich nicht so stark wie die an vergleichbarer Stelle auf der Schädeloberseite gelegenen Nasalia. Die Höhe des Praemaxillare besitzt rostral positive Allometrie (AF: 11,1 %) bzw. caudal (AF: 9,8 %) nahezu Isometrie. Dadurch sieht der Gesichtsschädel der Adulti von lateral mächtiger aus als der juveniler Tiere.

Unterkiefer

Die Gesamtlänge des Unterkiefers, die hier durch die Unterkieferlänge vom Processus articularis aus repräsentiert werden soll, verhält sich negativ allometrisch zur Basallänge (AF: 8,6 %). Die dieser Länge entsprechende Entfernung im Oberschädel (vom Kiefergelenk zum Prosthion) wird von keiner traditionellen Meßstrecke umschrieben. Deshalb ist eine Beziehung zwischen beiden Schädelteilen nur bedingt herzustellen.

Auffällig ist, daß sich im Gegensatz zum Oberschädel hier der caudale Teil stärker ausdehnt, der rostrale Teil hingegen in seinem Wachstum zurückbleibt. Das ist sowohl aus dem Verhältnis der Allometriefüße der einzelnen Merkmale des Unterkiefers zum Allometriefuß der Unterkieferlänge vom Processus articularis aus als auch aus der Lage der vier Merkmale mit positiver Allometrie zur Basallänge zu erkennnen (Tab. 2, Abb. 1). So besitzen die Condylenhöhe (AF: 12,0 %) und die Coronoidhöhe (AF: 11,2 %) die größten Allometriefüße gegenüber der Basallänge. Der Processus angularis gewinnt caudal etwas an Länge (Unterkieferlänge vom Processus angularis aus, AF: 9,0 %, vgl. Unterkieferlänge vom Processus articularis aus, AF: 8,6%).

Im rostralen Teil des Unterkiefers besitzt hingegen die Symphysenlänge (AF: 8,6%) den höchsten Allometriefuß und ist damit das einzige Maß mit ungefährer Isometrie zur Unterkieferlänge vom Processus articularis aus. Dies ist offensichtlich auf die starke postembryonale Entwicklung des Fortsatzes zurückzuführen. Alle anderen Meßstrecken dieses Bereiches, die Länge des Diastema (AF: 6,8%), die Länge der unteren Zahnreihe (AF: 4,8%) und die Höhe des Unterkiefers vor dem M_1 (AF: 7,5%) wachsen deutlich schwächer als der gesamte Unterkiefer.

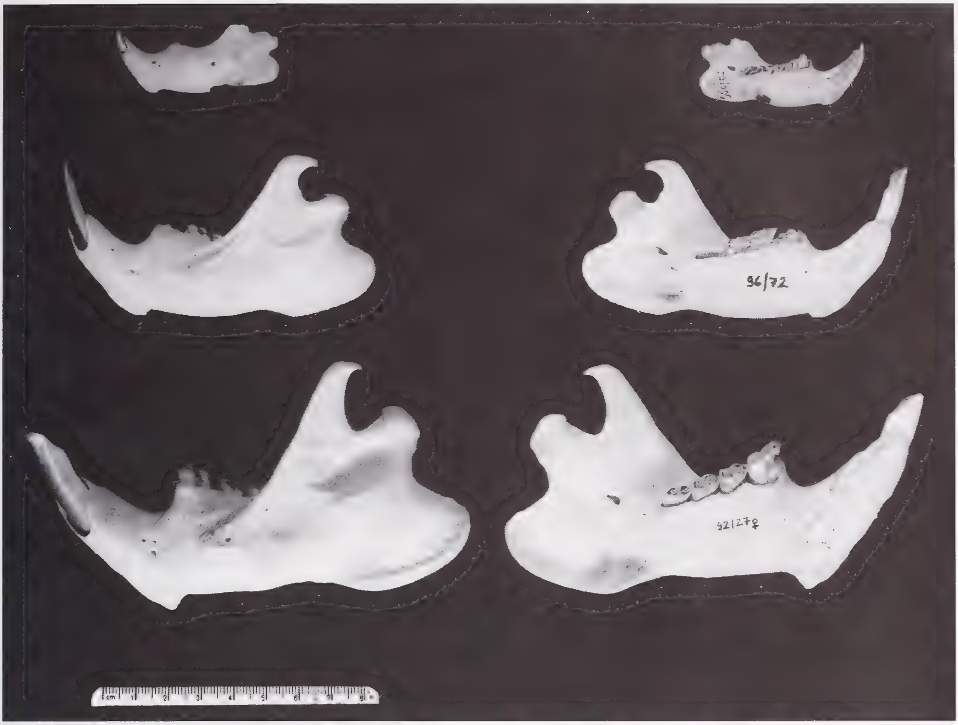


Abb. 7–8: Unterkiefer eines 0,5 Monate, 10 Monate und 8,5 Jahre alten *Castor fiber albicus* in Lateralansicht (7, links) und Medialansicht (8, rechts).

Diskussion

Funktionelle Aspekte der Allometrien

Größenbedingte Proportionsunterschiede werden als funktionelle Anpassungen verschieden großer Tiere an ihre spezifischen funktionellen Erfordernisse interpretiert (v. Bertalanffy 1942, 1951; Klatt 1949; Rensch 1972). Wesentliche Funktionen des Schädels der Säugetiere bestehen in der Lageerhaltung und dem Schutz von Gehirn und Sinnesorganen sowie als Ansatzfläche für Kau- und Nackenmuskulatur. Da Gehirn und Sinnesorgane postnatal negativ allometrisch wachsen (Klatt 1913, 1949; Röhrs 1959; Rensch 1972), die Muskulatur aber isometrisch zur Körpergröße zunimmt (Klatt 1949), ist zu erwarten, daß diese verschiedenen Funktionen über unterschiedliche Wachstumsraten einzelner Schädelbereiche realisiert werden. Demnach sollten zwischen Schädeln unterschiedlicher Größe Proportionsdifferenzen auftreten.

Beim Biber wächst der Hirnschädel negativ allometrisch, der rostrale Teil des Schädels jedoch leicht positiv allometrisch zur Basallänge, wodurch sich das Verhältnis der beiden Schädelteile zugunsten des rostralen Teils verschiebt. Bereits Hinze (1950) und Freye (1959) beschrieben diese ontogenetische Entwicklung für Biber aus der Population an der Elbe sowie Ognew (1947) und Lawrow (1960) für

Biber aus Woronesch. Die Ausdehnung des rostralen Schädels wurde darüber hinaus in der Ontogenese verschiedener Säugetierarten nachgewiesen (Klatt 1913, 1949; Rensch 1972).

Über diese allgemeine Entwicklungstendenz hinaus besitzen verschiedene Einzelmaße am gesamten Schädel eine negative Allometrie. Starke negative Allometrien weisen insbesondere die Höhe und Breite des Foramen magnum, Breite und Länge der Bulla tympanica, die Breitenmaße der Nasenhöhle, die Meßstrecken der Orbita, die Breite der Choanen, die Gaumenbreiten und die Breiten der Zahnalveolen auf. Einige dieser Meßstrecken gehören zu Schädelteilen, die in enger Beziehung zu den großen Kopfsinnesorganen stehen. So besitzt das Foramen magnum eine enge Verbindung zur Ausgestaltung des Gehirns und die Differenzierung der Orbita steht in engem Zusammenhang mit dem Auge. Die Bulla tympanica gehört direkt zum Gehörorgan und die Nasenhöhle zum Geruchsorgan. Damit läßt sich auch für den Biber nachweisen, daß die in enger Verbindung mit Gehirn und Sinnesorganen stehenden Schädelteile, ebenso wie diese Organe wahrscheinlich selbst, postnatal negativ allometrisch wachsen.

Die negative Allometrie der Choanen deutet darauf hin, daß beim Jungtier der Atemweg ein relativ größeres Volumen als beim Adultus aufweist. Dieser Sachverhalt läßt sich mit einem höheren relativen Gesamtstoffwechsel und damit auch höherem Sauerstoffverbrauch kleiner Tiere im Vergleich zu größeren (v. Bertalanffy 1942; Rensch 1972) erklären. Auch der Gaumen wächst in seiner Länge gegenüber der Basallänge negativ allometrisch. Die allgemeine Verlängerung des Gaumens beim Biber und die damit verbundene Verschiebung der Choanen nach caudal stellt wahrscheinlich einen Schutzmechanismus für die Atmung dieses semiaquatischen Tieres dar, indem der Atemweg weiter vom um den Kopf oder auch im Mundraum befindlichen Wasser entfernt wird. Aufgrund der leichten negativen Allometrie der Gaumenlänge scheint dieser Sachverhalt beim Jungtier im Zusammenhang mit dem erhöhten Stoffwechsel während des Wachstums eine besondere Rolle zu spielen.

Die negative Allometrie der Breite der Zahnalveolen dagegen erklärt sich aus ihrer geringen Vergrößerung bei starkem postnatalen Körperwachstum nach einer sehr kurzen Phase der relativ schnellen Zunahme ihrer Ausdehnung während der Eruption der Zähne beim Jungtier. Eine starke negative Allometrie der Gaumenbreiten zwischen den Zahnreihen wurde ebenso wie die ontogenetische Herausbildung einer starken Divergenz zwischen den Zahnreihen bislang nicht in der Allometrieforschung diskutiert. Da die Breite der Alveolen der P^4 bzw. dP^4 jedoch eine stärker negative Allometrie als die der M^3 aufweisen, kann die Divergenz der Zahnreihen nicht darauf zurückgeführt werden, daß „die Prämolaren median mehr Platz als die Milchzähne beanspruchen“ (Hinze 1950, S. 58). Eventuell läßt sie sich mit der generellen Verschmälerung des Rostrums bei einigen Nagetierfamilien mit der Verlagerung des Ansatzes der Kaumuskulatur nach rostral bzw. der Ausbildung der Inflexa pellita korrelieren.

Auch stark positiv allometrisches Wachstum weisen über den gesamten rostralen Schädel hinaus Meßstrecken am gesamten Schädel auf. So nimmt die relative Höhe des Planum nuchale gegenüber der Basallänge im Verlauf der Ontogenese deutlich zu, da die Basionhöhe trotz negativer Allometrie mehr als 8mal stärker als die Höhe (Längsdurchmesser) des Foramen magnum wächst. Ebenso wachsen das „Überaugendach“, beide Höhenmaße des Jochbogens, die größte Länge innerhalb des Jochbogens, die Länge der Fossa occipitalis sowie die Länge der Crista sagittalis trotz negativer Allometrie umliegender Strukturen im Verlauf der Ontogenese positiv allometrisch.

Einige der positiv allometrisch zunehmenden Meßstrecken beschreiben Ansatzflächen der Muskulatur. So bildet das Planum nuchale Ansatzfläche für die Nackenmuskulatur, der Jochbogen für den Musculus masseter sowie das „Überaugendach“ und die Crista sagittalis für den Musculus temporalis. Die Länge innerhalb des Jochbogens steht ebenfalls eng mit der Kaumuskulatur in Verbindung, da der Musculus temporalis durch den Jochbogen hindurchzieht. Auf Grundlage der positiven Allometrie der Meßstrecken ist zu schließen, daß auch die Ansatzflächen der Kaumuskulatur im Verlauf der Ontogenese relativ zunehmen. Dies läßt sich damit korrelieren, daß die Muskelmasse etwa isometrisch mit der Körpergröße zunimmt, wohingegen allgemein der Schädel negativ allometrisch zur Körpergröße wächst (s. auch Klatt 1949). Im Sinne der relativen Erhöhung der Ansatzflächen der Kaumuskulatur (Musculus masseter, M. temporalis und M. pterygoideus) ist auch die im Vergleich zum rostralen Teil stärkere Entwicklung des caudalen Teils des Unterkiefers zu interpretieren. Eine mögliche Erklärung für das vergleichsweise starke Wachstum der rostral gelegenen Symphysenlänge ist eine Ausdehnung des Symphysenfortsatzes, der dem Musculus digastricus als Ansatzpunkt dient.

Die Länge der Fossa occipitalis weist ebenfalls positive Allometrie, ihre Breite Isometrie mit der Basallänge des Schädels auf. Über die Funktion dieser vielfach für taxonomische Zwecke charakterisierten Grube im Basicranium ist bislang nichts bekannt. Aus den Allometrieverhältnissen läßt sich ableiten, daß es sich vermutlich nicht um einen Schädelteil handelt, der mit einem Sinnesorgan, welches speziell vom Jungtier genutzt wird, in Verbindung steht. Derartige Gruben treten im Basisphenoid bei Vertretern der Erinaceinae (*Atelerix, Erinaceus, Hemiechinus*) (Leche 1902, Butler 1948), Vertretern der Tenrecinae (*Echinops, Setifer, Tenrec*) (Leche 1902 für *Tenrec* und *Setifer*) und Vertretern der Emballonuridae (Leche 1902) auf. Auch für diese Gruben konnte bisher keine Funktion beschrieben werden (Leche 1902, Butler 1948). Auffällig ist, daß diese Bildungen unabhängig von ihrer Lage im Basioccipitale oder im Basisphenoid direkt hinter dem Ende des weichen Gaumens gelegen sind (Leche 1902 für *Erinaceus, Setifer, Tenrec,* Emballonuridae), welcher durch die Processus pterygoidei am mazerierten Schädel gekennzeichnet wird. Eine enge Kopplung mit dem Atemluftstrom und eventuell einer Chemorezeption ist deshalb denkbar.

Die Umkehr der Allometrieverhältnisse zwischen Schädel und Unterkiefer in rostro-caudaler Richtung läßt sich mit differenten funktionellen Kopplungen interpretieren. So besitzt offensichtlich kein Sinnesorgan engen Kontakt zum Unterkiefer und bewirkt an diesem eine deutliche negative Allometrie in einem spezifischen Bereich. Demgegenüber liegen im caudalen Teil des Unterkiefers die Ansatzflächen der Kaumuskulatur, was zu einer verstärkten Ausdehnung dieses Schädelteils führt (s. oben). Schwierig interpretierbar ist die deutliche Umkehr der Allometrieverhältnis von der oberen zur unteren Länge des Diastema. Diese beschreibt bereits Gaunt (1964) für die weiße Labormaus. Da die Incisivi aufgrund ihrer geringeren Krümmung im Unterkiefer (im Gegensatz zum Oberkiefer) bei ihrem postembryonalen Wachstum den Unterkiefer verlängern, läßt sich nicht ausschließen, daß sie in ihrem Wachstum eventuell diese Allometrieunterschiede im Ober- und Unterkiefer ausgleichen. Andererseits ist es auch möglich, daß die Wachstumsdifferenzen im Bereich der Diastemata die Grundlage für die funktionelle Trennung zwischen dem Nagen und dem Kauen bilden (s. auch Gaunt 1964). Bei den Nagetieren besitzen bei Okklusion der Backenzähne die Schneidkanten der Nagezähne von Ober- und Unterkiefer einen Abstand zueinander. Dieser wird zum Nagen durch die Protrusion des Unterkiefers und unter Verlust der Okklusion der Backenzähne eliminiert.

Rolle ontogenetischer Allometrien in bisherigen taxonomischen Gliederungen

Die Taxonomie des Eurasischen Bibers gründet sich historisch auf Unterschiede in äußeren Körpermerkmalen und in Schädelproportionen (Matschie 1907; Freye 1960; Lawrow 1974), die zumeist an einzelnen Tieren verschiedener Herkunft beschrieben wurden. Bereits nach ersten Studien an kleineren Serien wurde deutlich, daß die äußeren Körpermerkmale aufgrund ihrer großen Variabilität nicht für taxonomische Zwecke dienlich sind (Freye 1978; Hinze 1950). Doch auch an der taxonomischen Relevanz der unterschiedlichen Schädelproportionen wurde immer wieder gezweifelt. Ein wesentlicher Punkt der Kritik betraf dabei die sammlungsbedingt meist geringe Stichprobengröße (z.B. Lönnberg 1909; Freye 1978; Heidecke 1986; Frahnert & Heidecke 1992). Außerdem wurden die Unterschiede in der Körpergröße der Tiere verschiedener Populationen als problematisch für die taxonomische Interpretation einzelner Schädelmaße erkannt und Versuche unternommen, diesem Faktor durch verschiedene statistische Verfahren Rechnung zu tragen (Freye 1960; Lawrow 1979, 1981; Véron 1992). Dabei blieben allerdings bisher allometrische Beziehungen unberücksichtigt.

Historisch gesehen erfolgte in einer ersten Phase der Taxonomie von *Castor* eine starke Untergliederung des Eurasischen Bibers anhand von jeweils wenigen oder gar einzelnen Schädeln (Matschie 1907; Lönnberg 1909; Serebrennikov 1929). Dies entsprach einerseits der typologischen Art-Auffassung. Andererseits waren Biber in zoologischen Sammlungen aufgrund der geringen Populationsgrößen derart selten, daß einige Autoren dies selbst als nachteilig beschrieben (Lönnberg 1909; Serebrennikov 1929). Die in diesem Zeitraum zur Begründung von neuen Arten und Unterarten herangezogenen qualitativen und quantitativen Differenzen sind deshalb in ihrer taxonomischen Relevanz schwierig zu bewerten. Einige von ihnen wurden später erneut aufgegriffen und an umfangreicherem Untersuchungsmaterial geprüft (Freye 1960; Lawrow 1979, 1981; Frahnert 1993). Dabei wurden in einigen Merkmalen Anomalien und altersbedingte Unterschiede erkannt und die darauf beruhenden taxonomischen Entscheidungen kritisiert (Lönnberg 1909; Serebrennikov 1929).

Die taxonomische Fehlinterpretation altersbedingter Unterschiede wird wesentlich durch die nicht beachteten ontogenetischen Allometrien hervorgerufen. Besonders deutlich ist dies in der Artbeschreibung von *Castor vistulanus* Matschie, 1907. Diese Art wurde auf der Grundlage des Vergleiches eines juvenilen Tieres aus dem westlichen Polen zu einem adulten Biber der Population von der Elbe beschrieben und neben weiteren Schädelmerkmalen durch eine rundliche Fossa occipitalis, kleine Processus postorbitales und die große Breite des Palatinum zwischen den M^1 charakterisiert. Über die Analyse ontogenetischer Allometrien des Elbe-Bibers konnte gezeigt werden, daß bei Jungtieren die Fossa occipitalis quadratisch bzw. rundlich ist und sich postembryonal streckt. Die Processus postorbitales treten erst im Verlauf des postembryonalen Wachstum deutlich hervor. Da sich die Zahnreihen in der postembryonalen Entwicklung rostral nähern, ist das Palatinum zwischen den M^1 bei Jungtieren relativ breiter als bei Adulti.

Insgesamt hat sich aus dieser ersten Periode der Taxonomie des Eurasischen Bibers lediglich die Differenzierung von Subspezies aus einer eurasischen Art nach Serebrennikov (1929) weitgehend erhalten. Die Taxonomie der asiatischen Unterarten konnte dabei bislang nicht verifiziert werden, da von vielen Populationen bis heute keine umfangreichen Sammlungen vorliegen.

Nach dieser ersten Phase fokussierte die Taxonomie des Eurasischen Bibers auf zwei zentrale Fragestellungen: Gibt es mehrere Biberarten in Eurasien? Welche verwandtschaftlichen Beziehungen bestehen zwischen den einzelnen Populationen?

Die Zusammenfassung aller eurasischen Populationen des Bibers zu einer Art wurde durch eine morphometrische Untersuchung an kleineren Serien unterstützt (Freye 1960). Die auf der Basis der Körperkonstantenmethode nach Haltenorth (1937) erhaltenen Indizes von allen untersuchten Populationen weichen nicht wesentlich voneinander ab und es treten klinale Veränderungen auf. Da bei der Körperkonstantenmethode alle Körpermaße auf ein Vergleichsmaß bezogen werden, sich jedoch aufgrund auftretender allometrischer Beziehungen das Verhältnis zwischen zwei Körpermaßen während des Wachstums verschieben kann, ist es möglich, daß ein Tier in verschiedenen Altersstufen sowie verschiedene Tiere unterschiedlicher Körpergröße differente Indizes ohne taxonomische Relevanz aufweisen. Aufgrund der Unterschiede in der Körpergröße der Tiere verschiedener Populationen kann die Körperkonstantenmethode für taxonomische Studien am Biber nicht als geeignet angesehen werden. Deshalb liefert sie auch keine überzeugenden Daten für die Existenz nur einer Biberart in Eurasien.

Anhand univariater Betrachtung (Mittelwertsunterschiede) von Schädelmerkmalen auf der Grundlage umfangreichen Untersuchungsmaterials wurde später die Unterscheidung von zwei eurasischen Arten des Bibers (*Castor fiber, C. albicus*) befürwortet (Lawrow 1974). Die Differenzierung dieser Arten wurde wesentlich durch divariate Merkmalsbetrachtungen gestützt, die eine bessere Unterscheidbarkeit gewährleisteten (Lawrow 1979, 1981). An vier Merkmalskombinationen lassen sich anhand von adulten Tieren die Arten nahezu eindeutig unterscheiden. Nach dem Einbeziehen von Jungtieren und damit ontogenetischen Allometrien in 2 dieser Merkmalskombinationen, für die vergleichbare Meßwerte vorlagen, lassen sich detailliertere, teilweise aber auch von Lawrow (1979, 1981) abweichende taxonomische Schlußfolgerungen ziehen:

1. In der graphischen Darstellung der Beziehung zwischen dem Planum nuchale und der Mastoidbreite (Abb. 9) liegen die Punktewolken sowohl von *Castor fiber* als auch von *C. albicus* (Lawrow 1979, 1981) in der für Elbe-Biber aller Altersklassen festgestellten Variationsbreite. Das bedeutet, daß der Proportionsunterschied zwischen den beiden Arten durch die verschiedene erreichte Körpergröße und allometrisches Verhalten der beiden betrachteten Merkmale erklärt werden kann. Auch alle in der hier vorliegenden Untersuchung bearbeiteten Schädel aus verschiedenen eurasischen Populationen und Altersgruppen bestätigen diesen Sachverhalt. Einzig die Werte für den Nordamerikanischen Biber liegen, seine Sonderstellung unterstreichend, über der Punktewolke des Elbe-Bibers sowie aller hier betrachteten eurasischen Biber (vgl. Frahnert & Heidecke 1992, Datensatz erweitert). Das heißt, bei den eurasischen Bibern ist das Planum nuchale über dem Foramen magnum nied-

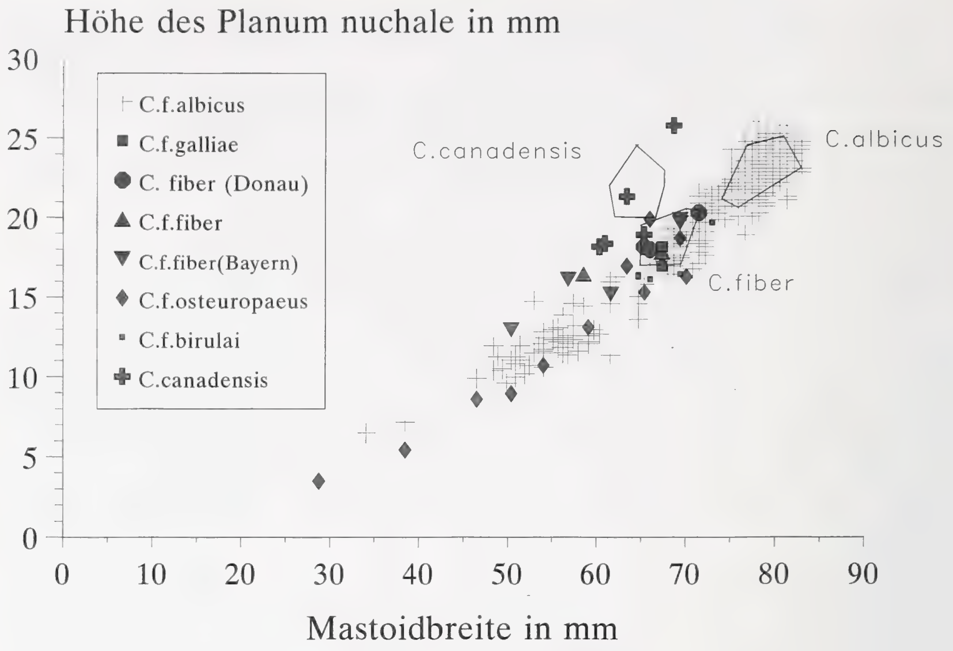


Abb. 9: Beziehung zwischen der Höhe des Planum nuchale und der Mastoidbreite für Biber verschiedener Populationen: umrandete Flächen und deren Nomenklatur nach Lawrow (1981).

riger als bei den amerikanischen, wie bereits Brandt (1855) schreibt. Damit besitzt das Foramen magnum bei *Castor fiber* und *C. albicus* (Lawrow 1979, 1981) unabhängig von der Körpergröße eine relativ größere Höhe als bei *C. canadensis*. *Castor fiber* läßt sich anhand dieses Merkmals jedoch nicht von *C. albicus* trennen.

2. In der Darstellung der Merkmalskombination aus größter Länge und größter Breite der Nasalia liegt nur *Castor albicus* (Lawrow 1979, 1981) vollständig in der der vorliegenden Analyse entstammenden Punktewolke der Elbe-Biber aller Altersklassen, während die beiden anderen Arten [*Castor fiber* und *C. canadensis* (Lawrow 1979, 1981)] in ungefähr gleichem Maße abweichen (Abb. 10). Offensichtlich liegen verschiedene Allometrien vor, was auch aus den hier präsentierten Daten verschiedener Populationen hervorgeht. So weisen die Tiere der Populationen aus Woronesch, Skandinavien, Frankreich und die von der Donau leicht schmalere, dagegen die aus Nordamerika und der Mongolei stammenden Tiere etwas breitere Nasalia auf. Ein klinaler Trend läßt sich nicht erkennen.

Insgesamt ist die aus diesen divariaten Merkmalsbetrachtungen gezogene taxonomische Unterscheidung von zwei eurasischen Biberarten vor dem Hintergrund allometrischer Betrachtungen als nicht ausreichend begründet anzusehen. Die Ergebnisse der Untersuchungen weisen darauf hin, daß die zwischen den verschiedenen Populationen vermuteten Unterschiede statistisch erfaßbar sind und wenigstens diagnostisch verwendet werden können.

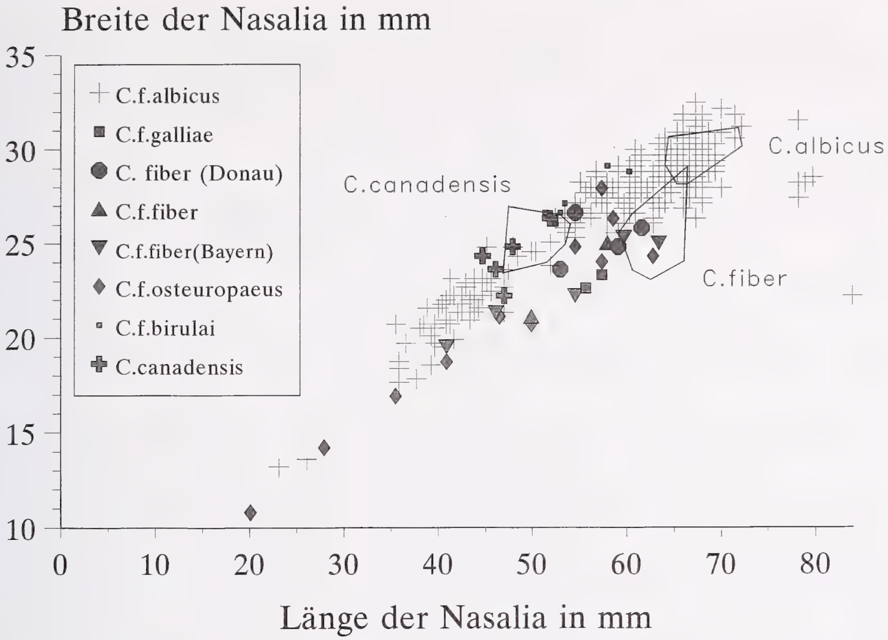


Abb. 10: Beziehung zwischen der Länge und der Breite der Nasalia für Biber verschiedener Populationen; umrandete Flächen und deren Nomenklatur nach Lawrow (1981).

Die Unterscheidung von zwei eurasischen Biberarten wird auch in einer neueren Analyse zur Taxonomie der Gattung *Castor* nicht unterstützt (Véron 1992). In dieser Studie werden anhand von Schädelmerkmalen *Castor canadensis* von *C. fiber* unterschieden und Hypothesen zur evolutiven Ausbreitung des Eurasischen Bibers entwickelt. Auch dabei wird die sich in nahezu allen Körpermaßen widerspiegelnde Körpergröße zur redundanten Begründung taxonomischer Schlußfolgerungen herangezogen. Insbesondere wird dies in der Annahme einer näheren Verwandtschaft zwischen den Populationen von der Donau und der Elbe deutlich, die dadurch begründet wird, daß alle kraniologischen Meßstrecken beider Formen deutlich über denen der anderen eurasischen Populationen liegen. Dies ist jedoch im wesentlichen auf Effekte der Körpergröße zurückführen. Gegen diese Verwandtschaftshypothese sprechen die Ergebnisse einer Hauptkomponentenanalyse (Véron 1992), nach der sich einzig der Biber von der Elbe von allen anderen eurasischen Populationen unterscheidet. Dies wurde auch von Frahnert (1993) aufgrund körpergrößenunabhängiger, multivariater statistischer Verfahren vermutet. Der Widerspruch zwischen den von Véron (1992) auf der Grundlage verschiedener statistischer Verfahren erzielten Ergebnissen läßt sich somit eventuell über Allometrien begründen. Das bedeutet jedoch auch, daß die von Véron gezogenen Schlußfolgerungen in ihrer Tragweite insgesamt neu bewertet werden müssen.

Schlußfolgerungen

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß in allen taxonomischen Gliederungen des Eurasischen Bibers aufgrund der fehlenden Berücksichtigung allometrischer Beziehungen die Ergebnisse kritisch betrachtet werden müssen. Neben der stets geringen Stichprobengröße des jeweiligen Untersuchungsmaterials erhärtet dies Zweifel an allen heute genutzten taxonomischen Systemen. Weder die Unterscheidung von verschiedenen eurasischen Arten noch eine subspezifische Gliederung des Eurasischen Bibers ist hinreichend begründet. Eine völlige Überarbeitung der Taxonomie mit Hilfe neuer Methoden erscheint deshalb unabdingbar. Insbesondere größenunabhängige morphometrische Verfahren sind dabei von besonderer Bedeutung. Für die Bewertung des biologischen Artstatus ist generell von der Abschätzung morphologischer Differenzen abzusehen und das verstärkte Studium der reproduktiven Barrieren notwendig.

Aufgrund ihrer geringen Individuenzahlen lassen sich viele Populationen in Europa und Asien geographisch gut gegeneinander trennen. Die so entstandenen reproduktiven Einheiten können, wie bislang schon in verschiedenem Umfang geschehen, als isolierte Unterarten aufgefaßt werden. Dies hat den Vorteil, daß einzelne Populationen durch einen Namen charakterisiert sind und die bislang umstrittenen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen ihnen nicht in das taxonomische System eingehen. Die Vermeidung der Einbeziehung nicht hinreichend begründeter Verwandtschaftsbeziehungen in die Taxonomie des Eurasischen Bibers ist insbesondere für evolutionsbiologisch begründbare Umsiedlungen in Gebiete, in denen Populationen ausgerottet wurden, von herausragender Bedeutung, da in deren Rahmen taxonomische Entscheidungen nicht verifiziert werden können. Das System von Heidecke (1986) entspricht bereits diesem Ansatz und wird nach dem jetzigen Wissenstand als Grundlage empfohlen.

Danksagung

Die vorliegende Studie wurde im Rahmen einer Diplomarbeit am Lehrstuhl Tierökologie des Institutes für Zoologie der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg angefertigt. Mein Dank gilt deshalb insbesondere dem Betreuer der Arbeit, Herrn Dr. D. Heidecke, sowie dem Leiter des Lehrstuhles Tierökologie, Herrn Prof. Dr. M. Stubbe, für die vielfältige Unterstützung, insbesondere bei der Beschaffung von Untersuchungsmaterial, und für die kritische Diskussion der Ergebnisse. Darüber hinaus verdanke ich den Kustoden der Wirbeltiersammlung am Institut für Zoologie, Herrn Prof. Dr. R. Piechocki und Herrn Dr. D. Heidecke, die Bereitstellung von Biberschädeln aus der Population an der Elbe sowie ihre Datierung. Herrn Dr. U. Rempe (Kiel) danke ich für die Unterstützung bei der statistischen Auswertung sowie Frau I. Hauffe für die Durchführung der Berechnungen am Universitätsrechenzentrum Halle.

Zusammenfassung

Im Zuge einer Überarbeitung der Taxonomie des Eurasischen Bibers, *Castor fiber* L., 1758 wurden Veränderungen der Schädelproportionen während des postnatalen Wachstums analysiert. Die Grundlage für diese allometrische Analyse bildeten Messungen von 72 Merkmalen an 272 Schädeln von Tieren aus der Population an der Elbe, *Castor fiber albicus* Matschie, 1907. Da die Taxonomie der Gattung *Castor* wesentlich auf Differenzen in Abmessungen sowie Proportionen am Schädel zwischen Tieren verschiedener Populationen basiert, wurde untersucht, welche Bedeutung ontogenetische Allometrien für Merkmale besitzen, die bislang in der Taxonomie des Bibers verwendet wurden. Dabei konnte gezeigt werden, daß in allen auf

der Grundlage statistisch auswertbarer Meßreihen erstellten Systemen des Eurasischen Bibers ontogenetische Allometrien nicht berücksichtigt und taxonomisch fehlinterpretiert wurden. Daraus ergibt sich, daß sich weder die Anzahl der Biberarten in Europa und Asien noch die Verwandtschaft der einzelnen Populationen untereinander hinreichend begründen läßt. Eine grundlegende Revision der Gattung *Castor* erscheint unumgänglich.

Literatur

Baumgart, K. (1990): Biometrische Analyse von Körpermaßen und Organgewichten des Elbe-Bibers. – unveröff. Diplomarbeit, Halle.

Bertalanffy, L. von (1942): Theoretische Biologie 2. Berlin.

Bertalanffy, L. von (1957): Das Wachstum von Säugetieren. – In: Helmcke-Lengerken-Starck: Handbuch der Zoologie 8: 38–62.

Brandt, J. F. (1855): Untersuchung der Frage, ob der Biber Amerika's von dem des Europäisch-Asiatischen Continents spezifisch verschieden sei? – Beitr. zur näheren Kenntn. der Säugethiere Russlands, St. Petersburg (1855): 43–76.

Butler, P. M. (1948): On the Evolution of the Skull and Teeth in the Erinaceidae, with Special Reference to Fossil Material in the British Museum. – Proc. zool. Soc. London 118: 446–500.

Ehrich, S. & U. Rempe (1980): Morphometric discrimination between hake populations (Osteichthyes, Gadeiformes, Gen. *Merluccius*) from the Northeast Pacific by use of a size-independent discrimination analysis. – Mitt. Inst. Seefischerei Hamburg 31: 1–50.

Frahnert, S. (1993): Kraniometrische Beschreibung und Abgrenzung des Elbe-Bibers (*Castor fiber albicus* Matschie, 1907). Eine Kritik zur subspezifischen Gliederung der Art *Castor fiber* L., 1758 (Rodentia, Castoridae). – unveröff. Diplomarbeit, Halle.

Frahnert, S. & D. Heidecke (1992): Kraniometrische Analyse europäischer Biber, *Castor fiber*, L. (Rodentia, Castoridae), Erste Ergebnisse. – Semiaquatische Säugetiere, Wiss. Beitr. Univ. Halle: 175–189.

Freye, H.-A. (1959): Deskriptive Anatomie des Craniums vom Elbe-Biber (*Castor fiber albicus* Matschie, 1907). – Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat. 8: 913–962.

Freye, H.-A. (1960): Zur Systematik der Castoridae (Rodentia, Mammalia). – Mitt. Zool. Mus. Berlin 36: 105–122.

Freye, H.-A. (1978): *Castor fiber* Linnaeus, 1758 – Europäischer Biber. – In: Niethammer, J. & F. Krapp: Handbuch der Säugetiere Europas Bd. 1 (Nagetiere), Wiesbaden: 184–200.

Gaunt, W. A. (1964): Changes in the form of the jaws of the Albino Mouse during ontogeny. – Acta anat. 58: 37–61.

Haltenorth, T. (1937): Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander VII. – Z. Säugetierk. 12: 97–240.

Heidecke, D. (1986): Taxonomische Aspekte des Artenschutzes am Beispiel der Biber Eurasiens. – Hercynia N.F. 22: 146–161.

Hinze, G. (1950): Der Biber. Akademie Verlag, Berlin.

Klatt, B. (1913): Über den Einfluß der Gesamtgröße auf das Schädelbild nebst Bemerkungen über die Vorgeschichte der Haustiere. – Arch. Entw. Mech. Org. 36: 387–471.

Klatt, B. (1949): Theoretische Biologie und die Problematik der Schädelform. – Biol. general. 19: 51–89.

Lawrow, L. S. (1960): Wosrastnye i polowye osobennosti stroenija tscherepa bobra (*C. fiber vistulanus* Matschie). – Trud. Woroneschskogo gosudarstw. sapow. 9: 145–155.

Lawrow, L. S. (1974): Morphological Types of Palaearctic Beavers of *Castor* genus and some Aspects of their Taxonomy. – Proceedings I. Int. Theriol. Congr. Moscow, T. I: 344.

Lawrow, L. S. (1979): Vidy bobrow (rod *Castor*) palearktiki. – Zool. Shurn. 63: 88–96.

Lawrow, L. S. (1981): Bobry Palearktiki. – Woronesch.

Leche, W. (1902): Zur Entwicklung des Zahnsystems der Säugethiere, 2. Teil Phylogenie, 1. Heft: Die Familie der Erinaceidae. – Stuttgart.

Lönnberg, E. (1909): A Study of the Variation of European Beavers. – Ark. Zool. Stockholm 5 (6): 1–16.

Lux, K. (1990): Altersbestimmung des Elbe-Bibers nach einem Molarenindex. – unveröff. Diplomarbeit, Halle.

Matschie, P. (1907): Zwei anscheinend noch nicht beschriebene Arten des Bibers. – Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde 8: 215–220.

Ognew, S. I. (1947): Sweri SSSR i prileschastschich. Bd. 5, Moscwa-Leningrad.

Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. – Zool. Anz. 169: 93–140.

Rempe, U. (1970): Morphometrische Untersuchungen an Iltisschädeln zur Klärung der Verwandtschaft von Steppeniltis, Waldiltis und Frettchen. Analyse eines „Grenzfalles" zwischen Unterart und Art. – Z. wiss. Zool. 180: 185–366.

Rensch, B. (1972): Neuere Probleme der Abstammunglehre. 3. Aufl., Stuttgart.

Röhrs, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. – Z. wiss. Zool. 162: 1–95.

Sawelew, A. P. & D. D. Stawrowskij (1989): Morfologitscheskie ismenenija i akklimatisirowannych w Priamure bobrow beresinskogo proischoschdenija. – In: Dinamika zoozenosow, problemy ochrany i razionalnogo ispolsowanija schiwotnogo mira Belorussii. Tesisy dokladow VI zoologitscheskoj konferenzii. Minsk: 219–220.

Serebrennikov, M. K. (1929): Review of the Beavers of the Palearctic Region (*Castor*, Rodentia). – C. R. Ac. Sci. Leningrad, A: 271–276.

Stiefel, A. & R. Piechocki (1986): Circanuelle Zuwachslinien im Molarenzement des Bibers (*Castor fiber*) als Hilfsmittel für exakte Altersbestimmungen. – Zool. Abh. Mus. Tierk. Dresden 41: 165–175.

Véron, G. (1992): Etude morphométrique et taxonomique du genre *Castor*. – Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, section A, 14: 829–853.

Witola, G. (1988): The Morphological Characteristics and Systematics of the Beavers (*Castor fiber* L.) Populations in Latvia. – Unveröff. Diplomarbeit, Riga (in russ.).

Sylke Frahnert, Institut für Systematische Zoologie, Museum für Naturkunde, Invalidenstraße 43, 10115 Berlin.

Anhang: Definition der Meßstrecken

Volumenmaß

01 **Schädelkapazität**

Längenmaße

02 **Profillänge** – Entfernung vom Prosthion zum Akrokranion, medial dorsal gemessen (Abb. 1g)

03 **Condylobasallänge** – Entfernung vom Prosthion zum am weitesten caudal gelegenen Punkt des Condylus occipitalis, in Projektion zur Medianen ventral gemessen (Abb. 1b)

04 **Basallänge** – Entfernung vom Prosthion zum Basion, medial ventral gemessen (Abb. 1b)

05 Entfernung zwischen Prosthion und Opisthion, medial ventral gemessen (Abb. 1b)

06 **Länge der Nasalia** – kürzeste Entfernung von der rostralen Kante der Nasalia zu deren am weitesten caudal gelegenen Punkt, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)

07 **Länge der Nasalia im Frontale** – Entfernung des am weitesten caudal gelegenen Punktes der Nasalia vom Schnittpunkt der Suturae nasofrontalis, nasopraemaxillaris et frontopraemaxillaris, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1c)

08 **Abstand der größten Breite der Nasalia von deren proximalem Ende aus** – kürzeste Entfernung von der größten Breite der Nasalia zu deren am weitesten caudal gelegenem Punkt, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)

09 **Länge des Nasenteils** – kürzeste Entfernung von der rostralen Kante der Nasalia zum Schnittpunkt der Sutura maxillopraemaxillaris mit dem Margo facialis maxillae, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)

10 **Hirnraumlänge** – Entfernung vom am weitesten lateral gelegenen Punkt des Processus postorbitalis zum am weitesten caudal gelegenen Punkt des Interparietale, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)

11 **Mediane Gaumenlänge** – Entfernung vom Prosthion zum Staphylion, medial ventral gemessen (Abb. 1b)

12 **Foramen – Gaumenmaß** - Entfernung vom Basion zum Staphylion; medial ventral gemessen (Abb. 1b)

13 **Länge des Diastema im Oberkiefer** – kürzeste Entfernung des distalen Alveolenrandes des I^2 vom am weitesten mesial gelegenen Punkt der Alveole des P^4 bzw. p^4, diagonal ventral gemessen (Abb. 1b)

14 **Länge der oberen Zahnreihe** – kürzeste Entfernung der mesialen Alveolenkante des P^4 bzw. p^4 vom am weitesten distal gelegenen Punkt des M^3, diagonal ventral gemessen (Abb. 1f)

15 **Länge der Foramina incisiva** – größte Entfernung von der rostralen Kante des Foramen incisivum zu dessen am weitesten caudal gelegenem Punkt, diagonal ventral gemessen (Abb. 1b)

16 **Länge der Fossa occipitalis** – kürzeste Entfernung von der rostralen Kante der Fossa occipitalis zu deren am weitesten caudal gelegenen Punkt, medial ventral gemessen (Abb. 1b)

17 **Abstand der größten Breite des Frontale vom Processus postorbitalis** – Entfernung zwischen den jeweils am weitesten lateral gelegenen Punkten des Frontale und der Processus postorbitales, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1c)

18 **Länge innerhalb des Jochbogens** – größte Ausdehnung innerhalb des Jochbogens, diagonal dorsal gemessen (Abb. 1a)

19 **Länge der Bulla tympani** – kürzeste Entfernung von der caudalen Kante der Bulla tympani zum am weitesten rostral gelegenen Punkt des Processus muscularis tympani, diagonal ventral gemessen (Abb. 1b)

20 Entfernung des Prosthions vom am weitesten caudal gelegenen Punkt des Processus jugularis, in Projektion zur Medianen ventral gemessen (Abb. 1b)

21 Entfernung des Prosthions vom am weitesten caudal gelegenen Punkt des Processus mastoideus, in Projektion zur Medianen ventral gemessen (Abb. 1b)

22 Entfernung vom Prosthion zum Schnittpunkt der Sutura zygomaticomaxillaris mit der Margo facialis maxillae, diagonal lateral gemessen (Abb. 1b)

23 **Länge der Crista sagittalis** – Entfernung zwischen den am weitesten rostral bzw. caudal gelegenen Punkten der Crista sagittalis, medial dorsal gemessen (Abb. 1a)

24 **Abstand der größten Schädelbreite zum Hinterrand des Interparietale** – kürzeste Entfernung von der größten Schädelbreite zum am weitesten caudal gelegenen Punkt des Interparietale, in Projektion zur Medianen dorsal gemessen (Abb. 1a)

25 Entfernung vom Prosthion zum am weitesten dorsal gelegenen Punkt des Processus orbitalis zygomatici, diagonal dorsal gemessen (Abb. 1g)

Breitenmaße

26 **Größte Schädelbreite** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Zygomatici, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)

27 **Breite der Nasalia** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Nasalia, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)

28 **Breite des Praemaxillare an der Maxillarnaht** – Entfernung zwischen den Schnittpunkten der Suturae maxillopraemaxillaris mit den Margines faciales maxillae, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)

29 **Stirnbreite** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Processus postorbitales, transversal dorsal gemessen (Abb. 1c)

30 **Interorbitalbreite** – kürzeste Entfernung zwischen den lateralen Kanten der Frontalia, transversal dorsal gemessen (Abb. 1c)

31 **Zwischenaugenbreite** – kürzeste Entfernung zwischen beiden Foveolae trochleares, transversal ventral gemessen (Abb. 1f)

32 **Größte Breite des Frontale** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten des Frontale, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)

33 **Orbitalbreite** – Entfernung vom am weitesten lateral gelegenen Punkt des Processus postorbitalis zum am weitesten medial gelegenen Punkt der Spina frontalis zygomatici, diagonal dorsal gemessen (Abb. 1c)

34 **Geringste Breite an den Temporalia** – kürzeste Entfernung zwischen den lateralen Rändern der Squamosi an den Cristae temporales squamosi, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)

35 **Mastoidbreite** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Periotici, frontal caudal gemessen (Abb. 1e)

36 **Größte Breite über die Basen der Processus jugulares** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Exoccipitalia an den Basen der Processus jugulares, frontal caudal gemessen (Abb. 1e)

37 **Breite der Bulla tympani** – größte Entfernung von der mediocaudalen Kante der Bulla tympani zu ihrem am weitesten laterorostral gelegenen Punkt, diagonal ventral gemessen (Abb. 1b)

38 **Breite über beide Incisivi** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Alveolen der I^2, transversal ventral gemessen (Abb. 1b)

39 **Gaumenbreite zwischen den Prämolaren** – Entfernung zwischen den am weitesten lingual gelegenen Punkten der Alveolen der P^4 bzw. p^4, transversal ventral gemessen (Abb. 1f)

40 **Gaumenbreite zwischen den hintersten Molaren** – Entfernung zwischen den am weitesten lingual gelegenen Punkten der Alveolen der M^3, transversal ventral gemessen (Abb. 1f)

41 **Breite der Alveole des P^4** – kürzeste Entfernung des am weitesten lingual gelegenen Punktes der Alveole des P^4 bzw. p^4 zu deren buccalem Rand, in Projektion zur Medianen ventral gemessen

42 **Breite der Alveole des M^3** – kürzeste Entfernung des am weitesten lingual gelegenen Punktes der Alveole des M^3 zu deren buccalem Rand, in Projektion zur Medianen ventral gemessen

43 **Choanenbreite** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der medialen Kanten der Processus pterygoidei palatini, transversal ventral gemessen (Abb. 1b)

44 **Breite der Fossa occipitalis** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Fossa occipitalis, transversal ventral gemessen (Abb. 1b)

45 **Breite der Hinterhauptscondylen** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Condyli occipitales, frontal caudal gemessen (Abb. 1b)

46 **Breite des Foramen magnum** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten des Foramen magnum, frontal caudal gemessen (Abb. 1e)

47 **Breite der Nasenhöhle** – größte frontale Entfernung innerhalb der Nasenöffnung, frontal rostral gemessen (Abb. 1d)

48 **Breite an der Basis der Nasenöffnung** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten an der Basis der Nasenöffnung, frontal rostral gemessen (Abb. 1d)

49 **Breite über beide Gehörgänge** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Meatus acustici, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)

50 **Größte Breite des Parietale** – Entfernung zwischen den am weitesten lateral gelegenen Punkten der Parietalia caudal der Processus postorbitales, transversal dorsal gemessen (Abb. 1a)

51 **Breite der Nasalia beim Eintritt ins Frontale** – Entfernung zwischen den Schnittpunkten der Suturae nasofrontalis, nasopraemaxillaris et frontopraemaxillaris, transversal dorsal gemessen (Abb. 1c)

Höhenmaße

52 **Höhe des Praemaxillare oral** – kürzeste Entfernung des oralen Endes der dorsalen Kante des Praemaxillare zum am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Alveole des I^2, transversal lateral gemessen (Abb. 1h)

53 **Höhe des Praemaxillare aboral** – Entfernung des am weitesten ventral gelegenen Punktes der Sutura maxillopraemaxillaris zum am weitesten dorsal gelegenen Punkt des Praemaxillare, diagonal lateral gemessen (Abb. 1h)

54 **Höhe der Nasenöffnung** – größte Entfernung des am weitesten ventral gelegenen Punktes des dorsalen Randes des Praemaxillare zum ventralen Rand der Nasalia, medial rostral gemessen (Abb. 1d)

55 **Basionhöhe** – Entfernung vom Basion zum Akrokranion, medial caudal gemessen (Abb. 1e)

56 **Längsdurchmesser des Foramen magnum** – Entfernung vom Basion zum Opisthion, medial caudal gemessen (Abb. 1e)

57 **Höhe des Jochbogens 1** – Entfernung des am weitesten dorsal gelegenen Punktes des Processus orbitalis zygomatici vom Schnittpunkt der Sutura zygomaticomaxillaris mit dem Margo facialis maxillae, diagonal lateral gemessen (Abb. 1h)

58 **Höhe des Jochbogens 2** – kürzeste Entfernung vom am weitesten dorsal gelegenen Punkt der Spina frontalis zygomatici zur ventralen Kante des Zygomaticum, transversal lateral gemessen (Abb. 1h)

59 **Höhe der Felsenbeinpyramide** – kürzeste Entfernung vom ventralen Rand der Bulla tympani zum am weitesten dorsal gelegenen Punkt des Meatus acusticus externus, diagonal lateral gemessen (Abb. 1g)

60 Kürzeste Entfernung des am weitesten lateral gelegenen Punktes des Processus postorbitalis zum mediobuccalen Alveolenrand des M^1, diagonal lateral gemessen (Abb. 1h)

61 **Oberkieferhöhe** – Entfernung vom am weitesten dorsal gelegenen Punkt der mesialen Alveolenkante des P^4 bzw. p^4 zum Nasion, diagonal lateral gemessen (Abb. 1h)

Unterkiefermaße

62 **Unterkieferlänge vom Processus articularis aus** – kürzeste Entfernung von der caudalen Kante des Processus articularis zum Infradentale, diagonal lateral gemessen (Abb. 1i)

63 **Unterkieferlänge vom Processus angularis aus** – kürzeste Entfernung von der caudalen Kante des Processus angularis zum Infradentale, diagonal lateral gemessen (Abb. 1i)

64 Kürzeste Entfernung vom Coronion zum ventrorostralen Rand des Symphysenhöckers, diagonal lateral gemessen (Abb. 1i)

65 Kürzeste Entfernung des ventrorostralen Randes des Symphysenhöckers vom am weitesten caudal gelegenen Punkt des Processus angularis, diagonal lateral gemessen (Abb. 1i)

66 **Symphysenlänge** – kürzeste Entfernung zwischen der ventralen Alveolenkante des I_2 und dem am weitesten ventral gelegenen Punkt des Symphysenhöckers, diagonal rostral gemessen (Abb. 1i)

67 **Länge des Diastema im Unterkiefer** – kürzeste Entfernung des distalen Alveolenrandes des I_2 vom am weitesten mesial gelegenen Punkt der Alveole des P_4 bzw. p_4, diagonal dorsal gemessen (Abb. 1i)

68 **Länge der unteren Zahnreihe** – kürzeste Entfernung der mesialen Alveolenkante des P_4 bzw. p_4 vom am weitesten distal gelegenen Punkt des M_3, diagonal ventral gemessen (Abb. 1j)

69 **Höhe des Unterkiefers vor dem M_1** – kürzeste Entfernung des am weitesten dorsal gelegenen Punktes der mesiolateralen Alveolenkante des M_1 zum ventralen Rand des Unterkiefers, in Projektion transversal lateral gemessen (Abb. 1i)

70 **Coronoidhöhe** – kürzeste Entfernung zwischen der ventralen Kante des Processus angularis und dem Coronion, in Projektion transversal lateral gemessen (Abb. 1i)

71 **Condylenhöhe** – kürzeste Entfernung vom am weitesten dorsal gelegenen Punkt des Processus articularis zum ventralen Rand des Processus angularis, in Projektion transversal lateral gemessen (Abb. 1i)

72 **Goniocoronoidlänge** – Entfernung zwischen dem Coronion und dem am weitesten caudal gelegenen Punkt des Processus angularis, diagonal lateral gemessen (Abb. 1j)

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 155–163	Bonn, Dezember 2000

A new species of *Calotes* from the Moluccas (Indonesia), with notes on the biogeography of the genus (Sauria: Agamidae)

Jakob Hallermann

Abstract. A new species of the genus *Calotes* (s. str.) from Ambon Island, Moluccas is described. The new species is most similar to *Calotes mystaceus*, from which it can be distinguished by a black fold in front of the shoulder, by the lack of a white band above the upper lip stretching to the shoulder, and by different nuchal and dorsal crest spines. Distributional and biogeographical notes are given including a key to the species of the genus *Calotes*.

Key words. Reptilia, Squamata, Agamidae, *Calotes*, new species, key to species, Moluccas.

Introduction

The genus *Calotes* Cuvier, 1817 (except *Bronchocela* and *Pseudocalotes* which have formerly been regarded as junior synonyms of *Calotes*) currently contains 19 valid species (Wermuth 1967, Welch 1994, Barts & Wilms 1997, Diong & Lim 1998). Two species of the genus are regarded as taxonomically problematic: *Calotes kingdonwardi* and *Calotes kinabaluensis*. Moody (1980) considered *C. kingdonwardi* as incertae sedis, subsequent authors however did not accept this concept (Ota & Hikida 1991, Welch 1994, Barts & Wilms 1997). *Calotes kinabaluensis* is morphologically different from other *Calotes* species. Only two specimens of this species are known and deposited in museum collections (Ota & Hikida 1996, Inger & Lakim 1998). The holotype formerly deposited in the collection of ZMH is lost (Hallermann 1998). I did not have the opportunity to examine *C. kinabaluensis* and *kingdonwardi* and consequently will leave them in the genus *Calotes* until their status will be resolved. Recently, *Calotes nigrigularis* Ota & Hikida 1991 was placed into the new genus *Complicitus* by Manthey & Grossmann (1997).

The majority of the species of the genus *Calotes* are restricted to relatively small geographical regions in the Indian subcontinent, Sri Lanka and South East Asia, with the exception of *C. versicolor* (see key). This anthropochoric species inhabits a large area from East Iran and East Afghanistan in the northwest through Asia eastwards to Indonesia (Sumatra). None of the species of the genus are found east of the Wallace line (Bali Island, Borneo Island, Philippines) (Smith 1935, Biswas 1975, Zhao & Li 1984). A single undetermined male from the Moluccas is deposited in the herpetological collection of ZFMK. A comparison of this specimen with several specimens of the former genus *Calotes* (*Pseudocalotes*, *Bronchocela*, *Calotes*, *Dendragama*) (see Material, Hallermann 2000, Hallermann & Böhme 2000) confirmed that it belongs to an undescribed species of the genus *Calotes* s. str. The new species is described and its biogeographic and phylogenetic relationships to other species of the genus are discussed. A key to the species of *Calotes* is given.

Material

The material of this study originated from the following institutions (followed by the institutional acronyms in parentheses): The Natural History Museum, London [former British Museum (Natural History)] (BMNH), Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN), Staatliches Museum für Tierkunde Dresden (MTKD), Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK), Zoologisches Museum der Universität Hamburg (ZMH), Zoological Museum University of Copenhagen (ZMUC), Zoologische Staatssammlung München (ZSM).

Specimens examined: *Bronchocela celebensis* Gray, 1845: Indonesia: N Celebes (= Sulawesi) (BMNH 72.4.6.126–127); *B. cristatella:* Moluccas: Bourau (= Pulau Buru) (MNHN 6886+A, syntypes of *Agama moluccana* Lesson, 1830); Halmahera, Patani (ZMH R04891–2), Ille de Amboine (= Pulau Ambon) (MNHN 1962.1111–1127, MNHN 6884 A+B, 6885 A), Ternate (MNHN 1878.184); *Calotes calotes* (Linnaeus, 1758): Sri Lanka: (ZMH R04885), Colombo (ZMH R04914), Vakvella (ZMH R0415–6), Peradenyia (ZMH R04917–8); *Calotes emma* Gray, 1845: Burma (= Myanmar): Mtti. Carin, 800–1000 m asl (ZMH R04615–21); Malaysia: Perak: environs of Kuala-Kangsar (ZMH R04644); *Calotes jerdoni* Günther, 1870: no locality (ZMUC 287); *Calotes liocephalus* Günther, 1872: Sri Lanka: Gammaduwa (ZSM 215/1981/1–5), Corset S Gap (ZSM 258/1979); *Calotes maria* Gray, 1845: India: Uttar Pradesh: Terai: Nishangara (28°15'N, 81°13'E), (ZMH R00770), Assam: Khasi Hills: Umsaw (25°45'N, 91°52'E) (ZMH R00771); *Calotes mystaceus* Duméril & Bibron, 1837: Burma (= Myanmar): Kachir Pyinnei: Bhamo (= Banmau) (ZMH R04883), Mtti. Carin, Chialla (1200–1300 m asl) (ZMH R04884), Thailand: Bangkok (ZMH R04886), 6 km SW Ban-Rai (180 m asl) (ZMH R04919–26), 3 km S Nong Rua (250 m asl) (ZMH R04933); Laos: Lowland 20 km N Mekhong River and 30 km E Muang-Pak-Lay (400 m asl) (ZMH R04932); *Calotes nigrilabris* Peters, 1860: Sri Lanka: (ZMH R04887–90, ZMUC R98513, ZMUC R98515); *Calotes nigriplicatus* sp. n.: Indonesia: Moluccas: Amboina (= Ambon Island) (ZFMK 26379); *Calotes rouxi* Duméril & Bibron, 1837: India: North Kanara: Gund (15°10'N, 74°40'E) (ZMH R00760–1, ZMH R00764–7), Karwar (14°48'N, 74°8'E) (ZMH R00768–9); *Calotes versicolor* (Daudin, 1802): S Vietnam: Vung tau, at the coast (MTKD 23933); India: (MNHN 2554, holotype of *Calotes cristatus* Jacquemont, 1844).

Methods

For the holotype of the new species and several specimens of *Calotes* spp. (see material and table 1) the following data were recorded: Snout-vent length (SVL), tail length (TL), head length (HL, between tip of snout and occiput), head width (HW, at angle of jaw), number of supralabials (SL) and infralabials (IL), number of scales around midbody (M), number of scales under fourth finger (FI) and fourth toe (TOE), hindlimb length (HLL, from groin to tip of fourth toe), foot length (FL) as well as the ratios TL/SVL, HLL/SVL, HW/HL.

Radiographs were taken at ZMH from specimens of *Calotes nigriplicatus* sp. n. and *C. mystaceus.*

Calotes nigriplicatus sp. n.

Diagnosis: A species of *Calotes* morphologically similar to *C. mystaceus*, with 57 scales around middle of body, ten subralabials and nine infralabials, body compressed, homogeneous scales arranged in regular rows, dorsal and dorsolateral scales larger than ventrals, strongly keeled, pointing backwards and upwards, ventral and gular scales strongly keeled; a small gular pouch is present. In front of the shoulder, there is a distinct oblique fold of skin covered with small granular black-coloured scales. Nuchal and dorsal crest continuously composed of erect triangular scales, the former lower than the latter. Head shape triangular, forehead feebly concave, its length one and a half times its width. No postorbital spines. Limbs slender, moderately long, fourth toe reaching the hind margin of orbit. Fourth toe longer than third, 18 scales under fourth finger, and 25 under fourth toe. *C. mystaceus* differs from the new

Table 1: Morphometrics (in mm) of *Calotes nigriplicatus* sp. n., *C. emma* and *C. mystaceus* (m = male, f = female, j = juvenile, sad = subadult, other abbreviations see under "Methods"

Taxon specimen no	SVL	TL (% of SVL)	sex	M	FI	TOE	SL/IL	HL	HW	HW/ HL	HLL	FL	HLL/ SVL %	remarks
nigriplicatus														
ZFMK 26379	68.9	142.7 (207)	m sad	57	18	25	10 10 / 9 9	19.9	13.0	0.65	50.1	23.1	73.5	
emma														
ZMH R04619	107.7	263.0 (246)	f	66	22	26	11 11 / 11 10	29.9	19.1	0.64	83.4	36.5	77.4	
ZMH R04620	94.5	243.0 (257)	m	62	20	26	11 11 / 10 11	26.7	16.8	0.63	74.3	35.6	78.6	
ZMH R04621	52.0	128.3 (247)	j	60	18	26	10 10 / 9 9	16.5	11.1	0.67	42.1	17.7	80	
ZMH R04644	85.4	207.0 (242)	m	49	19	25	10 10 / 10 10	22.0	14.6	0.66	69.4	29.2	81.2	
ZMH R04616	79.5	210 (264)	f	60	20	25	11 10 / 10 9	23.0	14.6	0.63	65.7	30.0	82.6	
ZMH R04615	98.5	246.0 (?)	f	59	20	25	11 10 / 9 9	27.5	18.7	0.68	75.6	33.6	76.7	
mystaceus														
ZMH R04883	93.3	178.4 (191)	f	56	18	24	9 9 / 10 10	25.3	17.4	0.69	60.3	28.9	64.6	
ZMH R04886	121.0	230.0 (-)	m	56	18	24	10 10 / 9 9	41.0	25.9	0.63	81.5	37.0	67.3	tail incomplete
ZMH R04884	135.3	230 (-)	m	48	18	23	11 12 / 9 11	36.5	23.3	0.64	82.2	36.0	60.7	tail incomplete
ZMH R04919	96.4	193 (200)	m	50	18	24	11 10 / 10 10	25.0	15.8	0.63	64.0	29.6	66.3	
ZMH R04920	105.3	215 (204)	m?	51	18	24	10 10 / 9 9	29.7	18.9	0.63	73.0	31.1	69.3	
ZMH R04921	89.7	196.0 (218)	–	48	18	24	9 9 / 8 9	25.4	15.9	0.62	61.5	27.5	68.5	
ZMH R04922	102.0	220.0 (215)	m	51	18	23	10 9 / 10 11	29.2	18.4	0.63	73.4	32.2	72	
ZMH R04923	104.0	156.0 (-)	m	49	18	23	10 9 / 10 10	29.0	20.2	0.69	68.2	33.0	65.6	tail incomplete
ZMH R04924	122.3	240 (196)	m	50	19	24	11 10 / 11 11	34.3	23.1	0.67	74.5	23.6	61.0	
ZMH R04925	93.4	190.0 (203	?	50	19	23	11 10 / 10 10	25.5	16.0	0.62	59.7	26.6	63.9	
ZMH R04926	103.8	180.0 (173)	m	50	19	24	10 11 / 10 10	29.1	19.6	0.67	62.4	28.0	60.1	
ZMH 4932	94.0	197.0 (209)	f	48	18	24	11 10 / 10 10	26.0	17.1	0.65	61.7	26.7	65.6	
ZMH 4933	127.0	180.0 (-)	m	52	19	24	10 10 / 11 10	34.3	24.0	0.69	81.0	37.7	63.7	tail incomplete

species in having light brown or uncoloured small scales in the fold in front of the shoulder, a broad white or yellow band stretching over the upper lip and extending to the shoulder, falciform spines of nuchal and dorsal crests and much longer nuchal crest spines than in the new species. *C. emma* with a similar black fold has long postorbital spines. Other species of the genus have body scales pointing backwards (*ceylonensis*) or backwards and downwards (*liolepis*, *liocephalus*) or dorsal scales equal to ventrals with no spines on head (*andamanensis*), or one row of spines above tympanum (*calotes*, *nigrilabris*) or two rows (*C. jerdoni*). *C. nemoricola*, *C. medogenensis* and *C. grandisquamis* have the fourth toe scarcely longer than third and fewer scales around the body (27 to 43, Smith 1935, and 53–55 in *medogenensis*, Zhao & Li 1984). *C. versicolor*, *C. maria* and *C. bhutanensis* differ from the new species by lacking a fold in front of the shoulder (Biswas, 1975).

Holotype: ZFMK 26379 (figs.1 & 2), subadult male, gift from Dr. Brock, 1885.

Type locality: Amboina (= Ambon Island), Moluccas, Indonesia.

Etymology: The new species is named after its black fold in front of shoulder, plica (lat.) = fold; niger, nigro (lat.) = black, blackish.

Description of holotype (measurements are reported in table 1): A subadult male (X-Ray shows relatively large gaps between phalanges of fingers and toes) with a SVL of 68.9 mm, TL 142.7 mm, HL 19.9 mm, HW 13.0 mm, and 57 scales around midbody. Canthus rostralis sharp; upper head scales unequal, some keeled, others smooth. The rostral is low, bordered behind by two labials and four postrostrals. On the upper side in the middle of the snout there are two enlarged keeled scales, one behind the other. The two semicircular scale series on the inner borders of the supraocular region are slightly enlarged and keeled. The two semicircular series are separated by a single scale.

Tympanum exposed, its diameter (3 mm) not quite half diameter of orbit (5.0 mm). The scales covering the temporal regions are small enclosing two enlarged scales between orbit and tympanum. Two separated spiny scales situated in a transverse row above the tympanum, between the tympamum and the occiput. Between each spine are three scales. The posterior and lower one of the spines is separated from the tympanum by two or tree scales on each side respectively.

Ten supralabials, nine infralabials on both sides. Gular scales strongly keeled, nearly as large as ventrals, pointing posteriorly and medially. The mental is narrow, about as wide as long and triangular in shape. On each side of the jaw the mental is followed by three enlarged scales, the first is in contact with the first labial laterally. Between the branches of the jaw are many rows of small keeled scales. There is a small gular pouch which may be stretched by hyoid extension. An oblique curved black skin fold in front of the shoulder is covered with small granular scales. The skin area in this fold is triangular in shape.

The nuchal crest is composed of nine erect compressed scales (spines), triangular in shape, the largest 1.8 mm in length, each spine partly overlapped by the following. The nuchal crest is bordered by a row of lower erect scales on each side. The dorsal crest follows the nuchal crest without a gap. The dorsal crest scales are about equal in size to the nuchal crest scales, but do not overlap. Posterior to midbody the crest decreases in height and is reduced to a very low crest over the sacrum. There is no crest on the tail. The strongly keeled dorsal and lateral body scales are arranged in regular transverse series, all directed backwards and upwards. The dorsal and lateral scales are larger than those on the venter. Ventral scales strongly keeled (some are mucronate) in about 21 rows.

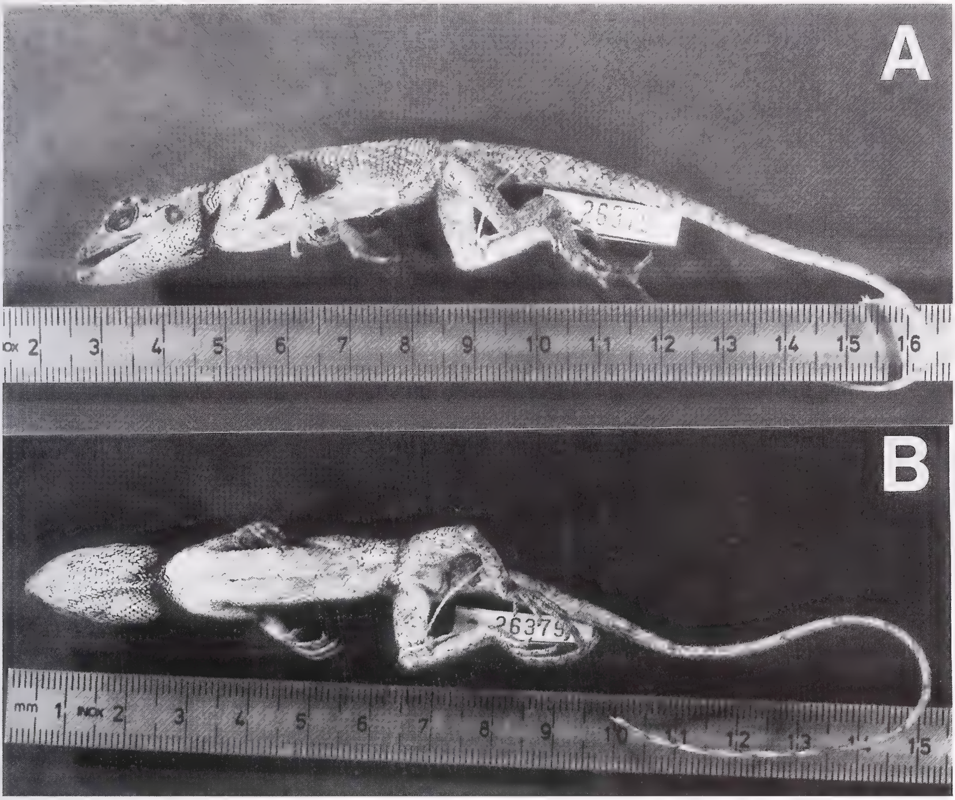


Fig. 1: Holotype of *Calotes nigriplicatus* ZFMK 26379; A lateral view, B ventral view.

Hind legs slender, 50.1 mm in length, reaching with the tip of the fourth toe the hind margin of orbit, forelegs 34.7 mm in length. Forelegs and hindlegs covered with strongly keeled scales, hindfoot 23.1 mm long. Third and fourth finger equal in length, fourth toe distinctly longer than third. Scales under toes are bicarinate, 25 under fourth toe, 19 under fourth finger. Tail compressed, not swollen at its base covered with keeled scales. Scales of the ventral side of tail are more strongly keeled than the others but all have nearly the same size.

Colouration in alcohol: The dorsal body colouration is a light grey with a large brown fleck on each side of body behind insertion of arm, larger on the left side. Tail barred with 21 narrow bands of light brown on a grey ground colour, broader and more indistinct on its base. Venter and lower side of legs whitish; gular pouch blackish. Upper side of legs (like body) with some brown marks. Front part of upper side of head brown, a small brown stripe from behind orbit to above tympanum, upper lip brown, some brown marks on one side of supraocular scales, on supracilliars, above shoulder and on sacrum.

Distribution: Ambon Island, Moluccas. The new species is known only from the single type specimen.

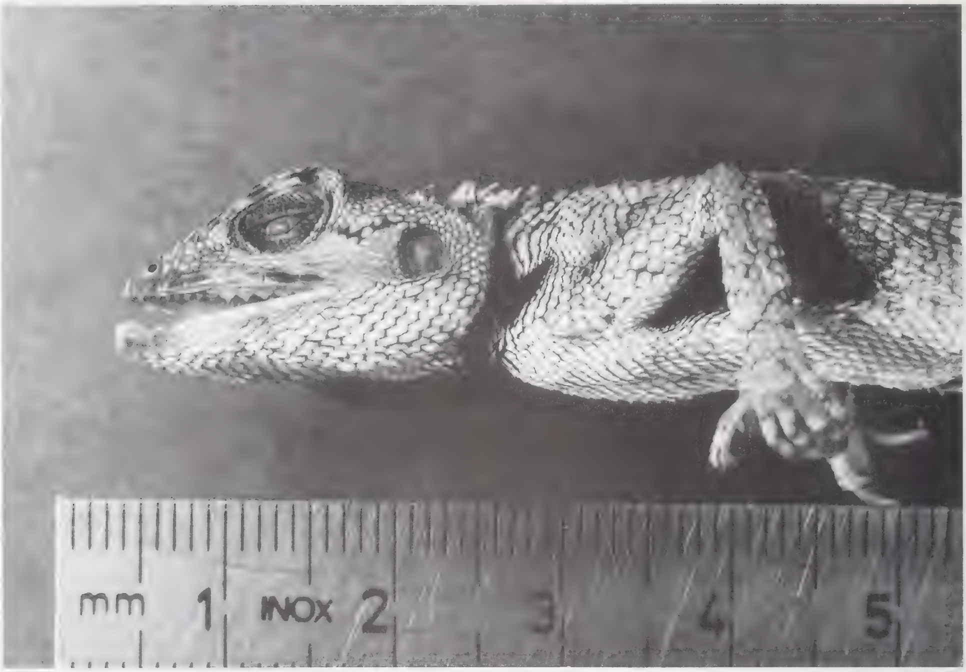


Fig. 2: Head of *Calotes nigriplicatus* ZFMK 26379; holotype in lateral view.

Discussion

Smith (1935) distinguished four groups within the genus *Calotes* by their body scutellation: the *Calotes cristatellus* group (now *Bronchocela*), *C. microlepis* group (= *Pseudocalotes*), *C. versicolor* and the *C. liolepis* group. *C. kingdonwardi*, as well as the dwarfed species *rouxi* and *elliotti* were not assigned to any of Smith's groups. Böhme (1988) found a great conformity of advanced hemipenes structures in the species *C. liolepis*, *C. ceylonensis*, *C. versicolor*, *C. calotes*, *C. emma*, and *C. rouxi*; but a disagreement with *Bronchocela cristatella* and *B. jubata*. Some of the different body scutellations e.g. scales directed upwards or downwards, a row of spines between tympanum and eye, postorbital spine present or absent are characters to differentiate species rather than genera. In contrast to the genera *Bronchocela* and *Pseudocalotes* it is difficult to diagnose the genus *Calotes* by synapomorphic characters (for diagnosis of *Bronchocela* see Diong & Lim 1998, for *Pseudocalotes* see Hallermann & Böhme 2000). It is most likely that the genus *Calotes* is of Indian origin. *C. versicolor* spread out to South East Asia and reached its southernmost point in Singapore and North Sumatra. This species was introduced to several islands (eg. Réunion, Mauritius) and localities (mountains in the province of Dhofr, Oman) by man (Arnold 1986, Seufer et al. 1999). Only two species of *Calotes* are endemic to South East Asia: *mystaceus* and *emma*. At present I am unable to make statements about the taxonomic status of *Calotes kinabaluensis*.

Unfortunately no other record of the new species exists. The only other species without a postorbital spine, dorsal scales larger than ventrals and directed upwards, and a fold in front of the shoulder covered with small scales and fourth toe distinctly longer than third is *C. mystaceus* (see diagnosis). *C. mystaceus* inhabits Burma (Myanmar) and Thailand, Western Malaysia, and the Andaman and Nicobar Islands (Bourret 1943, Welch et al. 1990). Since no other specimen of *Calotes nigriplicatus* was found on islands of the Indo-Australian Archipelago, the biogeographic relationships of the two related species are still obscure. The large disjunctions in range of the two species cannot be explained by tectonic events (Molengraaf 1921, Weber 1921, Das & Bauer 1998). Most of the Indonesian herpetofauna, especially of the Moluccas is poorly known. For example, large species of new monitor lizards from the Moluccas were discovered by Böhme & Ziegler (1997), Harvey & Barker (1998) and Ziegler et al. (1999). Probably other records of *C. nigriplicatus* from the Moluccas may exist to corroborate the single record of ZFMK. It seems unlikely that the type locality is wrong because the localities of other specimens from the same collector / donator are surely correct (Böhme pers. comm.). However, also an introduction by man to the Moluccas may be possible.

Key to the species of the genus Calotes

The following key is modified by own examinations and literature data (Biswas 1975, Zhao & Li 1984) from the key of Smith (1935). Distribution data are included for most species. Note that the key is divided into four major sections (I-IV) and subsections (A, B), and is not dichotomic at all.

I. Dorsal scales larger than ventrals, scales on side of body pointing backwards and upwards

A. No fold in front of shoulder
1. Two separated spines above the tympanum
1 a. No erect scale row by the side of the neck, variably coloured............................*versicolor*
1 b. One erect scale row by the side of the neck, black variegated patches on the body (Bhutan) ....*bhutanensis*
2. Two parallel rows of compressed spines above tympanum, colour green in life (Khasi Hills, Assam)..*maria*

B. An oblique fold or triangle pit in front of shoulder covered with small scales
1. Two parallel rows of compressed spines above tympanum, colour green in life (NE India, Burma, adjacent China)...*jerdoni*
2. A postorbital spine present (Thailand, W Malaysia, Assam, Burma, Vietnam, S China) ....*emma*
3 a. No postorbital spine, fourth toe much longer than third, relatively large specimens up to 140 mm SVL, pit in front of shoulders light brown or not coloured, white or yellow stripe above lip extending to shoulder (Burma, Thailand, W Malaysia, Andaman, Nicobar Islands) ....*mystaceus*
3 b. Pit in front of shoulders black, no white or yellow stripe above lip (Moluccas).............. ....*nigriplicatus*
4 a. Fourth toe scarcely longer than third, lateral scales smooth, 36 to 43 scales around midbody, 12 relatively long lanceolate nuchal spines (Nilgiri Hills, India).............*nemoricola*
4 b. 53 to 55 scales around midbody, 5 short lanceolate nuchal spines (Xizang, Tibet) ....*medogenensis*
4 c. 27 to 35 scales around midbody (Anaimalai and Bramagherry Hills, India......................... ....*grandisquamis*
5. Dorsal scales not larger than ventrals, one row of compressed spines above tympanum, tail very long (< 320 % of SVL) (Sri Lanka, S India, Nicobar Islands)..............................*calotes*

II. Scales on side of body pointing backwards or backwards and downwards, an oblique fold or pit in front of shoulder present

1 a. Two separated spines above the tympanum, lateral scales pointing straight backwards, no dorsal crest.......*ceylonensis*

1 b. Lateral scales almost smooth, pointing backwards and downwards, a dorsal crest present (Sri Lanka).......*liolepis*

2 a. No spines on head, ventral scales as large as laterals, 43 to 50 scales around midbody (Sri Lanka).......*liocephalus*

2 b. Ventral scales smaller than laterals (Burma-Tibetan border).......*kingdonwardi*

2 c. Ventral scales as large as dorsals, 67 scales around midbody (Andaman Islands).......*andamanensis*

3. A row of spines above tympanum, ventral scales larger than dorsals (Sri Lanka).......*nigrilabris*

III. A long transversal fold in front of shoulder extending across the throat, two slender spines on back of head

1 a. No spine behind supercillium, no white spot below the eye (Bombay to Kerala, India).......*rouxi*

1 b. A spine behind supercillium, a white spot below the eye (S India).......*elliotti*

IV. Dorsal scales inhomogeneous, remarkable enlarged scales in infratympanic region, large spines on gular pouch (Sabah).......*kinabaluensis*

Acknowledgements

I'm very grateful to W. Böhme (ZFMK) who first pointed to the distinct status of the new species but kindly left the description to me, for his helpful comments on the manuscript. I like to thank the following colleagues for loan of material: W. Böhme (ZFMK), U. Fritz (MTKD) Dresden, F. Glaw (ZSM) Munich, I. Ineich (MNHN) Paris, C. M. McCarthy (BMNH) London. Thanks are due to J. B. Rasmussen (ZMUC), Copenhagen for his help during my stay in the Zoologisk Museum.

Zusammenfassung

Eine neue Art der Gattung *Calotes* s. str. von den Molukken wird beschrieben. Die neue Art ist *Calotes mystaceus* am ähnlichsten, unterscheidet sich von ihr aber durch den Besitz einer schwarz gefärbten Antehumeralfalte, durch das Fehlen eines weißen Bandes, das sich über die oberen Lippen bis zu den Schultern erstreckt und durch die unterschiedliche Form der Nacken- und Rücken-Kammschuppen. Ein Bestimmungsschlüssel zu allen Arten der Gattung, nebst Angaben zur Verbreitung wird vorgestellt. Die biogeographische Sonderstellung der neuen Art wird diskutiert.

References

Arnold, E. N. (1986): A key and annotated checklist to the lizards and amphisbaenians of Arabia. – In: Fauna of Saudi Arabia 8: 385–435.

Barts, M. & W. Wilms (1997): Catalogue of valid species and synonyms. Volume 4 (Agamidae) – A bibliography. – Herprint Intern., Bredell, i-xi, 1–418.

Biswas, S. (1975): Reptiles from Bhutan with descripton of a new species of *Calotes* Rafinesque. – J. Bombay nat. Hist. Soc. 72: 774–777.

Böhme, W. (1988): Zur Genitalmorphologie der Sauria: Funktionelle und stammesgeschichtliche Aspekte. – Bonn. zool. Monogr. 27: 1–175.

Böhme, W. & T. Ziegler (1997): *Varanus melinus* sp. n., ein neuer Waran aus der *V. indicus*-Gruppe von den Molukken, Indonesien. – herpetofauna 19(111): 26–34.

Bourret, R. (1943): Comment déterminer un Lézard d'Indochine. – Publications de L'Instruction publique en Indochine, Hanoi.

Das, I. & A. M. Bauer (1998): Systematics and biogeography of Bornean geckos of the genus *Cnemaspis* Strauch, 1887 (Sauria: Gekkonidae), with the description of a new species. - Raff. Bull. Zool. 46: 11–28.

Diong, C. H. & S. S. L. Lim (1998): Taxonomic review and morphometric description of *Bronchocela cristatella* (Kuhl, 1820) (Squamata: Agamidae) with notes on other species in the genus. – Raff. Bull. Zool. 46: 345–359.

Hallermann, J. (1998): Annotated catalogue of the type specimens of the herpetological collection in the Zoological Museum of the University of Hamburg. – Mitt. hamb. zool. Mus. Inst. 95: 197–223.

Hallermann, J. (2000): The taxonomic status of *Acanthosaura fruhstorferi* Werner, 1904 and *Calotes brevipes* Werner, 1904 (Squamata: Agamidae). – Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe 76: 143–150.

Hallermann, J. & W. Böhme (2000): A review of the genus *Pseudocalotes* (Squamata: Agamidae), with description of a new species from West Malaysia. – Amphibia-Reptilia 21: 193–210.

Harvey, M. B. & D. G. Barker (1998): A new species of blue-tailed monitor lizard (genus *Varanus*) from Halmahera island, Indonesia. – Herpetologica 54: 34–44.

Inger, R. F. & M. Lakim (1998): Rediscovery of the agamid lizard *Calotes kinabaluensis* de Grijs (Lacertilia: Agamidae) in Borneo, with notes on its habitat. – Herpetol. Review 29: 143–144.

Manthey, U. & W. Grossmann (1997): Amphibien & Reptilien Südostasiens. – Natur und Tier-Verlag, Münster, 512 pp.

Molengraaff, G. A. F. (1921): I. Geological part. – In: On the relationship between the Pleistocene glacial period and the origin of the Sunda Sea (Java- and South China-Sea). (authors: G. A. F. Molengraaff and M. Weber). Verh. K. Akad. Wet., Amst. 23: 395–428.

Moody, S. M. (1980): Phylogenetic and historical biogeographical relationships of the genera in the family Agamidae (Reptilia: Lacertilia). 373 pp. – Unpublished Ph.D. thesis, Michigan Univ., Ann Arbor.

Ota, H. & T. Hikida (1991): Taxonomic review of the lizards of the genus *Calotes* Cuvier, 1817 (Agamidae, Squamata) from Sabah Malaysia. – Trop. Zool. 4: 179–192.

Ota, H. & T. Hikida (1996): The second specimen of *Calotes kinabaluensis* de Grijs (Squamata: Agamidae) from Sabah, with comments on the taxonomic status of the species. – J. Herpetol. 30: 288–291.

Seufer, H., T. Kowalski & H.-J. Zilger (1999): Herpetologische Impressionen einer Reise in den Oman. – herpetofauna 21(119): 24–34.

Smith, M. A. (1935): The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Reptilia and Amphibia. Vol. II Sauria. – Taylor and Francis, London, 440 pp.

Weber, M. (1921): II. Biological part. – In: On the relationship between the Pleistocene glacial period and the origin of the Sunda Sea (Java- and South China-Sea). (authors: G. A. F. Molengraaff and M. Weber). Verh. K. Akad. Wet., Amst. 23:428–439.

Welch, K. R. G. (1994): Lizards of the world. A checklist. 5. Agamidae, Chamaeleonidae, Cordylidae and Gerrhosauridae. – R. & A. Research and Information Limited KCM Books, Bristol, 100 pp.

Welch, K. R. G., P. S. Cooke & A. S. Wright (1990): Lizards of the Orient: A checklist. – Robert E. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.

Wermuth, H. (1967): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Agamidae. – In: Das Tierreich (ed. by R. Mertens and W. Hennig). Walter de Gruyter & Co., Berlin. Lief. 86:1–127.

Zhao, E. & S. Li (1984): A new species of *Calotes* (Lacertilia: Agamidae) from Xizang (Tibet). – Acta Herp. Sinica 3: 77–78.

Ziegler, T., W. Böhme & K. M. Philipp (1999): *Varanus caerulivirens* sp. n., a new monitor lizard of the *V. indicus*-group from Halmahera, Moluccas, Indonesia (Squamata: Sauria: Varanidae). – Herpetozoa 12: 45–56.

Dr. Jakob Hallermann, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg, Martin-Luther-King-Platz 3, D-20146 Hamburg, Germany, e-mail: hallermann@zoologie.uni-hamburg.de

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 165–176	Bonn, Dezember 2000

Using microsatellite markers for genetic individualization of European wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats

A. Hille, O. Pelz, M. Trinzen, M. Schlegel & G. Peters

Abstract. Results of a pilot study are presented that aim to genetically individualize wildcats and domestic cats in blind proficiency tests. The genetic marker system employed is a suite of eight highly variable microsatellite loci specific for domestic cats that were cross-amplified in wildcats through gradient touchdown PCR. The resolution power of the detection system is discussed and future research directions are outlined.

Key words. Carnivora, *Felis silvestris*, Eifel region, microsatellites.

Introduction

The Eifel region in Nordrhein-Westfalen and Rheinland-Pfalz, Germany, is at the northwestern border of the Central European distribution area of the endangered European wildcat (*Felis silvestris*). Together with the adjacent regions of Belgium, Luxembourg, and France it has a fairly large population of wildcats, estimated at 800–1000 individuals. The population in our study area of about 2000 km^2 in the Eifel region of Nordrhein-Westfalen as the northern portion of this area is estimated at more than 200 animals. The "Artenschutzprojekt Wildkatze in Nordrhein-Westfalen (NRW)" was initiated to monitor this population and to develop guidelines for its conservation (Trinzen 1999, 2000).

Various factors like deforestation in general and fragmentation of the remaining forest areas, increasing number of human settlements, human intrusion into habitats suitable for wildcats as well as active prosecution had resulted in a drastic decline of the European wildcat in Germany and other countries of Central Europe until well into the second half of the 20th century. Only in a few regions small and scattered remnant populations were left when conservation measures started. The fact that most of these small populations are likely to contain hybrids between the European wildcat and feral individuals of the domestic cat and that such introgression is probably continuing has been a major concern in the conservation of the European wildcat because this poses a threat to the genetic integrity of the species. Such introgression is likely to have occurred at a small scale in the population studied probably since the domestic cat was brought to this part of Germany by the Romans about 2000 years ago.

The objective of the present study is to set up a first round of genetic tests to characterize and separate "pure" wildcats from morphologically similar feral domestic cats by DNA individualization profiles. The development of STR (short tandem repeats) or microsatellite loci in a range of domestic animals has created the potential for forensic identification of domestic animals (Dietrich et al. 1992, Ellegren et al. 1994). Microsatellites are a class of often highly polymorphic genetic markers in eukaryotic genomes (Tautz 1989) that vary in the number of repeats of a simple DNA sequence stretch of 1 to 6 bases (different tandemly repeated numbers of these 'motif' variations are called 'allele sizes'). Exhaustive studies were published recently (Menotti-Raymond et al. 1999a,b, Murphy et al. 1999) reporting on the development of species-specific microsatellite markers for domestic cats, incorporated into a genetic recombination map of the cat. Examples of the promising use of this novel class of genetic tools are its employment in paternity analysis (Craighead et al. 1995), the analysis of introgressive hybridization (Dallas et al. 1995), and the forensic investigation of hairs (Menotti-Raymond et al. 1999a,b).

We report here on a pilot study employing PCR-based screening techniques to adopt a panel of eight feline microsatellite markers for the individualization of domestic cats and wildcats. We demonstrate the potential of this feline marker set for genotyping forensic tissue samples from road kills in a blind proficiency test.

Material and methods

Muscle tissue samples of 24 individuals (road kills and customs requisitions, Table 1) were collected and processed genetically in blind tests. Tissue samples were transferred to pure ethanol and kept there until processing. DNA was either extracted by means of the Nucleospin C+T kit (Macherey & Nagel, Düren, Germany), according to protocols supplied by the manufacturers, or by using a modified CTAB protocol (Gustincich et al. 1991).

Instrumentation

We describe in detail the genotyping protocols to be used in the experiments working with a temperature-gradient cycling machine and an automated DNA analysis system based on near infrared (IR) fluorescence technology using IR-labelled primers flanking microsatellite loci, which were amplified by touch-down PCR amplification.

A total of eight primer pairs designed for amplification in felines (Menotti-Raymond & O'Brien 1995) and by specific reactions in the domestic cat (Menotti-Raymond et al. 1999a,b) were screened for cross-species amplification in domestic cats and European wildcats. Primers were custom synthesized by MWG-Biotech (Germany), and the forward primers were end-labelled (5') with a IR800 infrared fluorescence label (Roy et al. 1996). We ran various gradient-touchdown programmes on the "T-Gradient" thermocycler (Whatman-Biometra) for quick detection of optimal amplification cycle profiles. PCR reactions (10 μl) were conducted in Mμlti™ Ultrastrips (Roth, Stuttgart) containing 0.26 mM dNTPs, 0.2 units of SigmaTaq (Sigma), the appropriate concentration of $MgCl_2$ and varying primer concentrations (see Table 2). KCl salt concentration of the 10XPCR buffer supplied with the enzyme was not varied. Approx. 50 ng genomic DNA gave proper amplification products. PCR programmes generally consisted of (i) an initial denaturation step at 94°C (3min); (ii) # of cycles of denaturation (1 min at 94°C), annealing (35 s) and extension (45 s at 72°C); (iii) 20 min at 72°C (# of cycles and exact annealing temperatures Ta for different primers are listed in Table 2).

Gel electrophoresis and visualization of PCR products was accomplished using a LI-COR Model 4000 automated DNA sequencer (LI-COR, Inc., purchased from MWG-Biotech). 25 cm gels of 0.25 mm thickness prepared by 6.5% Long Ranger (Biozym) polyacrylamide matrices were run in 1xTBE electrophoresis buffer. Electrophoresis was controlled by the Quick SequencIR software that automates the process of focusing and autogaining the fluorescence signals from the gel, and setting the electrophoresis parameters (1500 V, 40 mA, 40 Watt, 50°C gel back plate heating, reading 7 image frames). Shark tooth combs for 64 wells were used for gel loading after the gel was mounted in the sequencer. We took full advantage of re-loading each gel up to four times while screening amplification success from series of PCRs. In the screening phase we simply used a scaled paper ruler with the 50-350bp STR Size

Table 1: List of tissue samples of cats genotyped in the blind proficiency tests.

Blind Probe Cat. No.	Collection site	Collection date	Identification
1, 2	Adenau, Rheinland-Pfalz, Germany	12. 08. 99	wildcat (w)
3	Wittlich, Rheinland-Pfalz, Germany	02. 02. 96	wildcat
4	Jünkerath, Rheinland-Pfalz, Germany	12. 09. 96	wildcat
5	Dahn, Rheinland-Pfalz, Germany	15. 11. 96	domestic cat (d)
6	Germany	07. 10. 96	domestic cat
7	Hüttersdorf, Rheinland-Pfalz, Germany	13. 10. 96	domestic cat
8	Stromberg, Baden-Württemberg, Germany	–	domestic cat
9	Udenbreth-Berk, Nordrhein-Westfalen, Germany	May 99	wildcat
10	Wittlich, Rheinland-Pfalz, Germany	14. 09. 99	wildcat
11	3 km W Belgian frontier, Belgium	08. 08. 99	wildcat
12	Antweiler, Euskirchen, Nordrhein-Westfalen, Germany	01. 04. 99	domestic cat
13	Germany	12. 12. 98	domestic cat
14	Nettersheim, Nordrhein-Westfalen, Germany	24. 09. 99	domestic cat
15	Bienwald, Rheinland-Pfalz, Germany	15. 09. 95	wildcat
16	Freisbach, Rheinland-Pfalz, Germany	21. 03. 95	wildcat
17	Bienwald, Rheinland-Pfalz, Germany	30. 01. 95	wildcat
18	Deuselbach, Rheinland-Pfalz, Germany	15. 10. 96	wildcat
19	motorway A 8, Pirmasens – Zweibrücken, Rheinland-Pfalz, Germany	25. 10. 96	domestic cat
20	Nideggen, Nordrhein-Westfalen, Germany	09. 08. 99	wildcat
21	Germany	19. 01. 99	wildcat
22	Germany	04. 03. 99	wildcat
23	Stadtkyll, Rheinland-Pfalz, Germany	23. 06. 99	domestic cat
24	Germany	15. 12. 98	domestic cat
25	Cochem, Rheinland-Pfalz, Germany	03. 09. 99	wildcat

Table 2: Description of the microsatellite loci, size ranges and numbers of alleles, and basic information on the conditions for their PCR amplifications

Locus	Allele sizes 1)	Allele sizes 2)	Sample size	No. of alleles 2)	Ta (°C)	($MgCl_2$) mM	(primer) µM	PCR cycles	DNA conc. ng/µl	dilution factor for scoring
Fca096	184–224	182–229	24	11	55,8	1,5	0,5	27	50	1:30
Fca126	139–145	129–145	24	9	55,4	1,5	0,5	27	50	1:30
Fca132	137–153	137–162	24	9	52,6	1,5	0,5	27	50	1:30
Fca031	221–241	217–238	24	8	57,3	1,5	0,5	28	50	1:18
F115	193–217	187–242	24	20	54	1,5	0,5	25	50	1:30
Fca035	136–150	111–163	24	11	53,5	1,5	0,5	30	50	variable
Fca105	189–197	176–204	24	10	53	1,5	0,5	25	50	1:30
Fca124	110–134	115–130	24	8	51	1,5	0,5	27	50	1:30

1) listed from literature: Menotti-Raymond & O'Brien (1995), Menotti-Raymond et al. (1999,b)
2) this study

Standard (LI-COR supplied by MWG-Biotech) drawn on it to estimate fragment sizes. After identifying the optimal conditions of the PCR for each primer pair, we amplified the microsatellites for many individuals and again checked individual amplification profiles on the screen to be sure to have real microsatellite patterns. In most cases amplified products were serially diluted (dilution factors see Table 2) with loading buffer for optimal automated detection as estimated from the screen image. Loading of the samples was repeated, now running two STR size standard lanes alongside with 12 sample lanes. The whole set of twenty-four samples were processed in one electrophoresis run separating the fragments produced by a single primer pair. The progression and quality of the microsatellite amplicons can be visualized instantly on the screen of the computer during the separation time of 45 min to 120 min. Allelic patterns are then displayed as autoradiogram-like images, scored visually and quantitated by Gene ImagIR software.

Upon completion of the run the screen gel image was analyzed by computerized fragment analysis (´RFLPScan`, ScanAnalytics, Billerica, MA), which comes also with databasing facilities for gel analyis. The RFLPscan system automates the analysis of DNA profiling digitized gel images (STR fragment patterns) and produces accurate quantitative results for determining fragment sizes. The database function provides a "matching bands" option and generates allele bin classes which include all the bands at a given matching position across all lanes of all gels analysed. Sizing precision has a variance of less than 0.5 percent standard deviation with only three 350bp standard DNA ladder lanes per gel.

Data analysis

As an introductory step multilocus genotypes of all 8 microsatellite loci were presence-/absence-coded for each specimen resulting in a total of 86 allelic states, which were used as variables in the calculations. Euclidean distances were calculated between the specimens analysed. The matrix was subjected to a multidimensional scaling procedure to reduce the variable space to few dimensions (SPSS for Windows v. 9). A plot of dimension 1 against 2 was used to visually demonstrate genetic differentiation between the individuals on a 2D plane. The final plot was labelled according to traditional identification (Table 1).

Observed and expected heterozygosities were analyzed using BIOSYS-1 (Swofford & Selander 1981). Average heterozygosities were calculated in two ways: (1) the proportion of individuals sampled that are actually heterozygous ("direct-count"), assigned to the relevant genepool on the basis of the outcome of the multidimensional scaling procedure, (2) the unbiased estimate, based on conditional expectations (Nei 1978) according to the Hardy-Weinberg proportion. When more than two alleles are present in a population sample, a pooling procedure as follows was applied and pooled genotype frequencies were used in a chi-square test with one degree of freedom: Three genotype classes (homozygotes for the most common allele, heterozygotes for the most common allele and one of the other alleles, and all other genotypes) were used for the calculation of the test value.

Genotypic frequencies at each polymorphic locus were further checked for differences between the two resulting genepools (wildcats and domestic cats) by a contingency table analysis of heterogeneity among population samples provided by BIOSYS-1. The test employs the familiar Pearson chi-square statistic for an M x N contingency table with (M–1) (N–1) degrees of freedom, where M is the number of populations and N the number of alleles.

We used the module FSTAT of BIOSYS-1 for analyzing genetic subdivision of population samples by F-statistics (Wright 1978) in the formulation defined by Weir and Cockerham (1984). The fixation index F_{ST} measures the amount of differentiation among subpopulations relative to the limiting amount under complete fixation. Finally, Cavalli-Sforza & Edwards (1967) geometric chord distance which performs well with microsatellite data was calculated for the two samples to depict genetic differences between domestic and wildcats. Multilocus allele frequencies were square-rooted and population samples lie on the surface of a hyperplane with radius one. The chord length of the two vectors connecting the sample coordinates on the surface was used as the genetic distance.

Results

Figure 1 shows the high quality of the genotypic profiling images detected at the eight cat microsatellite loci for the 24 specimens tested. Figure 2 is an example of the pictorial interpretation of the fragment pattern of the microsatellite locus Fca124 (upper part) from which the individual genotypes were derived for further calculations (lower part). The 2D plot (Fig. 3) clearly demonstrates the separation of domestic and wildcat genepools based on scaled distances between the composite genotypes at eight microsatellite loci of blind samples. The representation of the individual samples in the 2D-plot was labelled after the multidimensional scaling had been performed. The number of allele bin classes and respective ranges of fragment sizes are shown in Table 2. Allele frequencies at microsatellite loci calculated a posteriori from the pooled domestic cat and wildcat genepools are given in Table 3.

Overall significance testing by exact probabilities for pooled genotype class categories in both the “wildcat” and the “domestic” cat sample did not detect significant deviations from Hardy-Weinberg expectations though sample sizes were small, and samples were surely not taken from homogeneous populations. However, when observed and expected heterozygotes are compared on a single locus basis, there was a highly significant deficiency detected for both samples at the locus FCA096 (wildcats: $p=0.0011$; domestic cats: $p=0.027$). Contingency chi-square analysis at all loci in general ($p < 0.001$: all loci combined) showed significant differences in the allele frequency distributions between wildcats and domestic cats ($p < 0.055$: loci F115, Fca031, Fca035, Fca096, Fca126, Fca132), whereas the loci Fca105 and Fca124 showed no differences between the two samples.

Table 3: Allele frequencies (n = allele counts) in wildcats (w) and domestic cats (d).

	Population			Population	
Locus	w	d	Locus	w	d
F115					
allele	n = 12	n = 7			
187	0.000	0.071	209	0.125	0.071
193	0.000	0.071	212	0.042	0.071
195	0.042	0.000	213	0.042	0.000
196	0.000	0.071	215	0.083	0.000
197	0.000	0.214	221	0.042	0.000
198	0.042	0.000	225	0.000	0.071
202	0.125	0.000	230	0.083	0.071
204	0.083	0.000	232	0.042	0.000
205	0.167	0.000	237	0.000	0.143
207	0.083	0.000	242	0.000	0.143
Fca031					
allele	n = 12	n = 7			
217	0.000	0.143	233	0.042	0.071
225	0.125	0.000	234	0.042	0.286
227	0.000	0.071	237	0.042	0.143
231	0.625	0.286	238	0.125	0.000
Fca035					
allele	n = 12	n = 10			
111	0.000	0.000	150	0.167	0.000
137	0.125	0.600	151	0.000	0.000
139	0.208	0.000	153	0.042	0.000
142	0.083	0.000	155	0.083	0.000
144	0.167	0.200	163	0.083	0.000
147	0.042	0.200			
Fca096					
allele	n = 14	n = 10			
183	0.000	0.150	219	0.500	0.050
206	0.000	0.250	221	0.107	0.000
208	0.000	0.400	224	0.071	0.000
213	0.036	0.100	228	0.036	0.000
215	0.107	0.050	229	0.036	0.000
217	0.107	0.000			
Fca105					
allele	n = 13	n = 8			
176	0.000	0.063	195	0.192	0.125
187	0.077	0.063	198	0.154	0.125
188	0.038	0.000	200	0.077	0.000
191	0.192	0.063	203	0.038	0.375
194	0.154	0.063	204	0.077	0.125
Fca124					
allele	n = 14	n = 9			
116	0.107	0.222	125	0.071	0.111
118	0.071	0.000	127	0.429	0.222
120	0.143	0.222	129	0.143	0.167
121	0.036	0.000	130	0.000	0.056
Fca126					
allele	n = 11	n = 8			
129	0.045	0.000	139	0.000	0.063
131	0.182	0.000	142	0.045	0.125
133	0.364	0.063	143	0.000	0.063
135	0.364	0.125	145	0.000	0.250
137	0.000	0.313			
Fca132					
allele	n = 13	n = 10			
137	0.000	0.150	154	0.269	0.300
142	0.000	0.250	156	0.308	0.050
145	0.038	0.100	158	0.115	0.100
148	0.077	0.000	162	0.115	0.000
152	0.077	0.050			

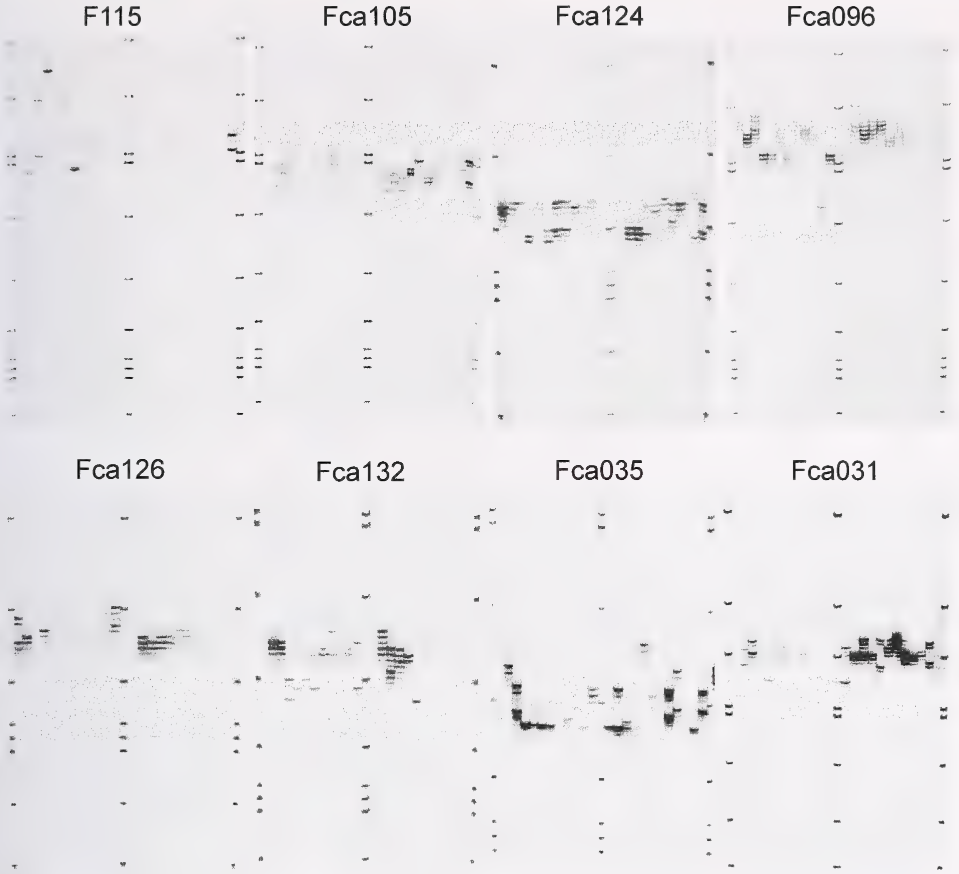


Fig. 1: Eight gel images of electrophoretic separation of microsatellite loci for 24 cats; for interpretation see Fig. 2.

Cavalli-Sforza & Edwards (1967) geometric chord distance was estimated to be 0.597 (to be compared with Nei's unbiased genetic distance [1978] of 0.600). Assuming a range of mutation rates between 10^{-4} and 10^{-5} per generation these genetic differences would accumulate over a time span of 300 to 3000 years (according to the formula of Nei 1978).

Discussion

Genetic systems such as species-specific microsatellites are comparatively easy to automate with highly optimized technical equipment, here the combination of a temperature-gradient thermocycler and an automated sequencing system. The LiCOR automated DNA sequencing system with its advanced fragment analysis software is shown to allow microsatellite analysis with high throughput. Therefore, it can be con-

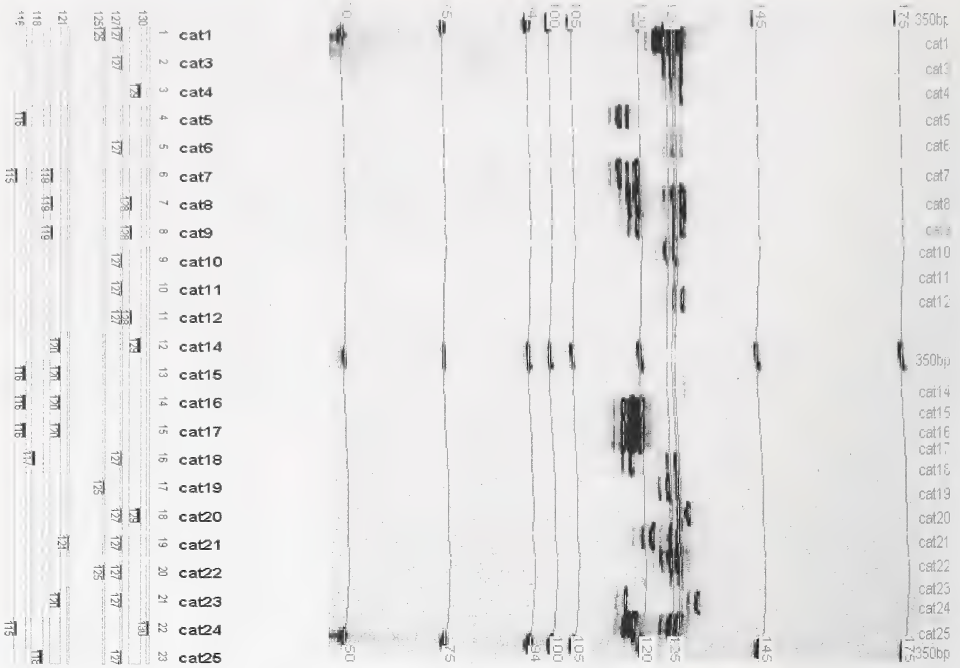


Fig. 2: Gel image of the microsatellite locus Fca124 and pictorial representation of the genotypes: For each of the 24 samples, PCR reactions of the Fca124 microsatellite locus were loaded into a single lane. 350bp molecular weight standard were run in the left, middle and right lane. Lanes were indicated with the samples IDs and numbers along the marker lanes give fragment sizes in base pairs.(upper part). Genotypic interpretation for each individual based on fragments' sizing in relation to the 350bp DNA standard. (lower part).

sidered the "state-of-the-art" method to easily produce the data necessary to assess the genetic architecture of cat populations.

We performed preliminary genetic tests using a panel of eight feline microsatellite markers in a blind proficiency test in order to individualize 24 cats. The results showed a high discrimination power of the method employed. The planar configuration consists of two clearly separated groups, one close cluster comprising domestic cats and a second one combining wildcats. Although sample size is certainly too low in this pilot study (15 presumed wildcats, 9 domestic cats) to establish a reliable database for allele frequencies of microsatellites for each of the groups, it is noteworthy that this first approach to the basic data fulfils the demands of an objective test requiring no a priori information as to species allocation of the samples. In this respect multidimensional scaling provides the potential of an "assignment test" (Paetkau et al. 1997).

Binning of alleles, i. e. a grouping of alleles that are likely to contain the same-sized microsatellite repeat (Table 2), in all 24 samples yielded an average number of 8.0 ± 0.9 alleles per locus for the wildcat and a mean number of alleles per locus of 6.6 ± 0.7 for domestic cats. Generally, microsatellite loci were highly polymorphic, with a minimum of 8 alleles at the loci Fca031 and Fca124, and a maximum of 20 alleles for F115. Hence, genetic variability detected with microsatellites was much higher than the respective variation detected by means of allozymes (Randi & Ragni 1991).

Overall significance testing by exact probabilities for pooled genotype classes did not show deviations from the Hardy-Weinberg equilibrium at the loci scored. We interpret the overall conformity of genotype distributions to Hardy-Weinberg (panmictic) expectations as an indication that the study area was not large enough to have excessive internal genetic structure, which should be true both for wildcats and surrounding rural domestic cat populations. It must be kept in mind, however, that despite being unbiased, the probability estimates obtained by the test procedure generally deviate further from the exact probabilities than do those calculated in the usual manner with no pooling. The above also holds for multi-allelic loci. In this case the pooling necessary for the exact test may obscure real deviations from Hardy-Weinberg expectations. The exception can be demonstrated by inspection of the STR locus Fca096, which in both groups expressed too few heterozygotes. The segregation patterns deviated significantly from the Mendelian predictions due to the number of heterozygotes expected. A probable explanation is that non-amplification of certain alleles due to substitutions, insertions, or deletions within the priming sites led to apparent null-alleles. Another plausible explanation is that sometimes allele scoring is problematic, especially in dinucleotide microsatellite loci (Figs 1, 2), because Taq polymerase-generated slippage products (shadow bands) are often seen.

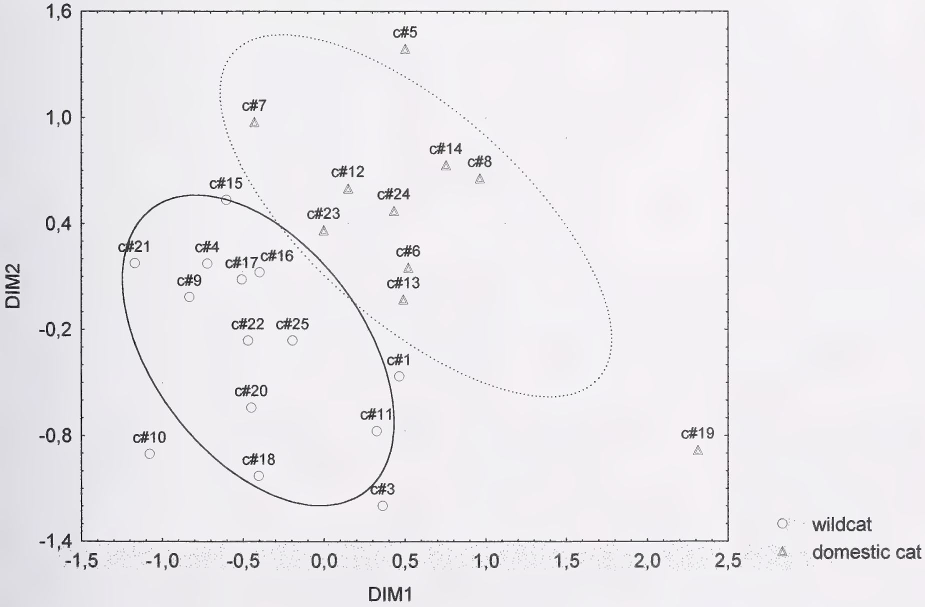


Fig. 3: Plot of dimension 1 against 2 of the multidimensionally scaled Euclidean distances between the 24 individuals based on their multilocus genotypes (see text).

Contingency chi-square analysis of allele frequency distributions at all loci demonstrated highly significant differences in the two genepools. The most important conclusion from these gaps in allele frequency distributions is that the two genepools probably are genetically isolated. This is in accordance with current hypotheses on cat domestication. The domestic cat belongs to the African wildcat lineage and the European and African wildcats diverged approximately 20000 years ago (Randi & Ragni 1991).

Since genetic drift is the primary source driving genetic distances at the populational scale of small and isolated populations and the primary mode of mammalian microsatellite evolution is assumed to behave according to a stepwise-mutation-model (SSM; Amos 1999) we can use reasonable estimates of mutation rate $\mu \leq 0.0001$ per generation (t=1 year) to estimate the time since divergence of the lineages. The mean value of either Cavalli-Sforza & Edwards geometric chord distance or Nei's unbiased genetic distance D correspond to a period of approximately 3000 years. Even conservative estimates of $\mu \leq 0.00001$ per generation yield an estimated time of 30000 years since divergence. Assuming constant population size and no gene transfer, D is expected to remain relatively linear under the SMM up to values of around 0.5 (Nei 1987), thus the divergence times may be overestimated. Our estimate of the minimum divergence time corresponds to the initial phase of domestication of the domestic cat from the Arabian wildcat believed to have occurred in Egypt 5000 years ago, with the resulting domestic cat spread mainly by the Romans 2000 years ago (Clutton-Brock 1987). The upper estimate dates back to the time frame of lineage sorting of European from African wildcats estimated by biochemical markers (Randi & Ragni 1991).

Results from F-statistics calculations describing the genetic differentiation of the two cat groups include the probability of open genepools, at least by demographic pressure through free-ranging domestic cats in wildcat habitats. The problem of potential hybridization was not addressed by this study, but an estimate of effective gene flow $N_e m$ of 2–3 individuals derived from the F_{ST}-value between the samples (0. 091 ± 0.025) indicated a relatively high probability of geneflow via present and historical incidental hybridization between wildcats and domestic cats (cf. Gaggiotti et al. 1999). To address the problem of interbreeding in the future one can calculate (using binomial sampling theory) the chance probability that two specimens have the same composite genotype taken from identical allele frequency distributions to be only 0.029 for the genepool of domestic cats and 0.083 for wildcats. Hence, on the assumption that allele frequency distributions which have been proven to be different between domestic cats and wildcats in our pilot study will diverge further by increased sampling, these estimates translate to values greater than 97.1 and 91.7 to find different composite cat genotypes with only 8 loci. Therefore, the method offers high potential to improve the individualization capacity to near security when screening more genetic markers in genetic tests.

Any study that involves sampling generates two sources of sampling error, biological and statistical. In this limited pilot study, we suggest that statistical error predominates because of small sample sizes and a limited number of genetic markers applied. Thus, all numerical estimates only give preliminary indications of possible "true" population parameters which have to be evaluated and confirmed on a broader data basis. On this basis we hope to be able to reassess whether there is a suite of morphological characters to discriminate between European wildcats, domestic cats and their hybrids and to outline the degree of introgression between wildcats and domestic cats in the historic and the extant populations of the wildcats in the Eifel region.

Acknowledgements

Financial support by the Bezirksregierung Köln is gratefully acknowledged. We thank the BUND Ortsgruppe "Schleidener Tal" and KNU Euskirchen for support. M. Herrmann kindly provided tissue samples of wildcats from Rheinland-Pfalz.

Zusammenfassung

In dieser Pilotstudie untersuchten wir zur individuellen DNA-Typisierung von Haus- und Wildkatzen 8 neutrale nukleäre Genmarker, sogenannte Mikrosatelliten. Ohne vorherige Kenntnis von deren „Art"-Zugehörigkeit wurde aus Gewebeproben von 24 Tieren genomische DNA mit Hilfe der Polymerasekettenreaktion (PCR) locus-spezifisch vervielfältigt und anschließend mit einem automatischen Sequenzierer elektrophoretisiert und ausgewertet. Die vorliegende Studie konnte belegen, dass sich Haus- und Wildkatzen aufgrund des hohen Polymorphismus der Mikrosatelliten schon auf der Grundlage weniger genetischer Merkmalssysteme mit Hilfe exploratorischer statistischer Verfahren unterscheiden lassen.

References

Amos, W. (1999): A comparative approach to the study of microsatellite evolution. – pp. 66–69 in: Goldstein, D. B. & C. Schlötterer (eds): Microsatellites. Evolution and applications. Oxford University Press, Oxford.

Cavalli-Sforza, L. L. & A. W. F. Edwards (1967): Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. – Evolution 21: 550–570.

Clutton-Brock, J. (1987): A natural history of domesticated mammals. – Cambridge University Press, Cambridge, and British Museum (Natural History), London.

Craighead, L., D. Paetkau, H. V. Reynolds, E. R. Vyse & C. Strobeck (1995): Microsatellite analysis of paternity and reproduction in Arctic Grizzly bears. – J. Hered. 86: 255–260.

Dallas, J. F., B. Dod, P. Boursot, E. M. Prager & F. Bonhomme (1995): Population subdivision and gene flow in Danish house mice. - Mol. Ecol. 4: 311–320.

Dietrich, W., H. Katz, S. Lincoln, H. S. Shin, J. Fiedmann & N. C. Dracopoli (1992): A genetic map of the mouse suitable for typing intraspecific crosses. – Genetics 131: 423–447.

Ellegren, H., B. P. Chowdhary, M. Johansson, L. Marklund, M. Fredholm & I. Gustavsson (1994): A primary linkage map of the porcine genome reveals a low rate of genetic recombination. – Genetics 137: 1089–1100.

Gaggiotti, O. E., O. Lange, K. Rassmann & C. Gliddon (1999): A comparison of two indirect methods for estimating average levels of gene flow using microsatellite data. – Mol. Ecol. 8: 1513–1520.

Gustincich, S., C. Manfioletti, G. Del Sal, C. Schneider & C. Carninci (1991): A fast method for high-quality genomic DNA extraction from whole human blood. – BioTechniques 11: 298–302.

Menotti-Raymond, M. A. & S. O'Brien (1995): Evolutionary conservation of ten microsatellite loci in four species of Felidae. – J. Hered. 86: 319–322.

Menotti-Raymond, M., V. A. David, J. Claiborne Stephens, L. A. Lyons & S. O'Brien (1999a): Genetic individualization of domestic cats using Feline STR loci for forensic applications. – J. forensic Sci. 42: 1039–1051.

Menotti-Raymond, M., V. A. David, L. A. Lyons, A. A. Schäffer, J. F. Tomlin, M. K. Hutton & S. O'Brien (1999b): A genetic linkage map of microsatellites in the domestic cat (*Felis catus*). – Genomics 57: 9–23.

Murphy, W. J., M. Menotti-Raymond, L. A. Lyons, M. A. Thompson & S. O'Brien (1999): Development of a feline whole genome radiation hybrid panel and comparative mapping of human chromosome 12 and 22 loci. – Genomics 57: 1–8.

Nei, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. – Genetics 83: 583–590.

Nei, M. (1987): Molecular evolutionary genetics. – Columbia University Press, New York.

Paetkau, D., L. P. Waits, P. L. Clarkson, L. Craighead & C. Strobeck (1997): An empirical evaluation of genetic distance statistics using microsatellite data from bear (Ursidae) populations. – Genetics 147: 1943–1957.

Randi, E. & B. Ragni (1991): Genetic variability and biochemical systematics of domestic and wild cat populations (*Felis silvestris*: Felidae). – J. Mammal. 72: 79–88.

Roy, R., D. L. Steffens, B. Gartside, G. Y. Jang & J. A. Brumbaugh (1996): Producing STR locus patterns from bloodstains and other forensic samples using an infrared fluorescent automated DNA sequencer. – J. forensic Sci. 41: 418–424.

Swofford, D. L. & R. B. Selander (1981): BIOSYS-1: a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. – J. Hered. 72: 281–283.

Tautz, D. (1989): Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. – Nucleic Acids Res. 17: 6463–6471.

Trinzen, M. (1999): Wildkatzen in der Eifel. – Die NRW-Stiftung 1: 3–5.

Trinzen, M. (2000): Artenschutzprojekt Wildkatze in NRW. – Biologische Station im Kreis Euskirchen e.V., Nettersheim.

Weir, B. S. & C. C. Cockerham (1984): Estimating F-statistics for the analysis of population structure. – Evolution 38: 1358–1370.

Wright, S. (1978): Evolution and the genetics of populations. A treatise in four volumes. Vol. 4: Variability within and among natural populations. – University of Chicago Press, Chicago.

Dr. Axel Hille, Dr. Gustav Peters, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. – Oliver Pelz, Prof. Dr. Martin Schlegel, Fakultät für Biowissenschaften, Spezielle Zoologie, Universität Leipzig, Talstr. 33, D-04103 Leipzig. – Manfred Trinzen, Biologische Station im Kreis Euskirchen e.V., Steinfelder Str. 10, D-53947 Nettersheim.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 177–178	Bonn, Dezember 2000

Helictopleurus neoamplicollis nom. nov. for *Helictopleurus amplicollis* (Harold) (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Oniticellini)

F.-T. Krell

Abstract. *Oniticellus amplicollis* Harold, 1880 (currently *Helictopleurus amplicollis*, Scarabaeidae: Oniticellini), a name for an extant dung beetle from Madagascar, is a junior primary homonym of *O. amplicollis* Heer, 1862, a name for a Miocene fossil from Öhningen. Considering the provisional nature of the current classification of Oniticellini and the uncertain generic classification of the senior homonym, it cannot be excluded that both species will sometime become congeneric again. Therefore, I propose a nomen novum for the junior homonym: *Helictopleurus neoamplicollis* nom. nov.

Key Words. Nomenclature, homonymy, nomen novum, Oniticellini, Helictopleurina.

While compilating a catalogue of fossil Scarabaeoidea (Krell 2000), I discovered the following primary homonymy within the dung beetle tribe Oniticellini (Scarabaeidae):

Heer (1862: 76) described *Oniticellus amplicollis* based on one specimen from the Miocene shales of Öhningen, Germany. Later this binomen was used by Heer (1865: 378f; 1883: 404f), Scudder (1891: 558), Handlirsch (1907: 837), and Krell (in press).

Harold (1880: 155) used the same name for a new extant species from Madagascar, *Oniticellus amplicollis*. This binomen has been used since only by Brancsik (1893: 223) and Fairmaire (1895: 13, 15). Later Alluaud (1900: 238) transferred Harold's species to the genus *Liatongus* Reitter, 1893. Since 1915 the species has been included in the Madagascan genus *Helictopleurus* d'Orbigny, 1915. In this combination it has been cited by Lebis (1960: 28) and Paulian & Cambefort (1991: 115). No junior synonym of Harold's species exists.

Oniticellus amplicollis Harold is therefore a junior primary homonym of *Oniticellus amplicollis* Heer. Both species have not been considered congeneric for a century. If it is obvious that homonymous species names will never become congeneric again, I generally recommend ignoring such former homonymies and maintaining the current usage of both names (Krell 1996). However, the present case is not that clear. Both species are currently classified as belonging to the tribe Oniticellini. It is unlikely, but not impossible, that they may become congeneric again in the future since the description of *Oniticellus amplicollis* Heer gives no characters which exclude an affiliation to *Helictopleurus*. There are no phylogenetic analyses of the Oniticellini. So it is uncertain whether *Helictopleurus* is an endemic Malagasy element or only a relic of a formerly widely distributed group.

Therefore I propose a nomen novum: *Helictopleurus* ***neoamplicollis*** nom. nov. for *Oniticellus amplicollis* Harold, 1880 [currently *Helictopleurus amplicollis* (Harold) d'Orbigny].

Zusammenfassung

Oniticellus amplicollis Harold, 1880 (gegenwärtig *Helictopleurus amplicollis*, Scarabaeidae: Oniticellini), ein Name einer rezenten Dungkäferart aus Madagaskar, ist ein jüngeres primäres Homonym von *O. amplicollis* Heer, 1862, einem Namen für ein miozänes Fossil von Öhningen. Da die vorliegende Klassifikation der Oniticellini nicht auf phylogenetischer Grundlage beruht und zudem die generische Einordnung der fossilen Art unsicher ist, ist es nicht ausgeschlossen, dass beide Arten zukünftig wieder in die selbe Gattung gestellt werden. Daher schlage ich ein nomen novum für das jüngere Homonym vor: *Helictopleurus neoamplicollis* nom. nov.

References

Alluaud, C. (1900): Histoire physique, naturelle et politique de Madagascar publiée par Alfred Grandidier. Volume XXI. Histoire naturelle des Coléoptères. Tome I – Texte – 1re partie. Liste des Insectes coléoptères de la région malgache. – Imprimerie Nationale, Paris. VIII + 509 pp.

Brancsik, K. (1893): Beiträge zur Kenntniss Nossibés und dessen Fauna nach Sendungen und Mittheilungen des Herrn P. Frey. – Jh. naturw. Ver. Trencséner Kom. 15–16: 202–258, pl. 12.

Fairmaire, L. (1895): Descriptions de quelques coléoptères de Madagascar. – Ann. Soc. Ent. Belg. 39: 8–40.

Handlirsch, A. (1906–1908): Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Ein Handbuch für Paläontologen und Zoologen. – Engelmann, Leipzig. Textband: ix, 1430 pp.; Tafelband: XL pp., 54 pls.

Harold, E. v. (1880): Einige neue Coleopteren. – Mitth. Münch. Ent. Ver. 4: 148–171.

Heer, O. (1862): Beiträge zur Insektenfauna Oeningens. Coleoptera. Geodaphagen, Hydrocanthariden, Gyriniden, Brachelytren, Clavicornen, Lamellicornen und Buprestiden. – Natuurk. Verh. Holland. Maatsch. Wet. Haarlem 16 (2): 90 pp., pls.

Heer, O. (1865): Die Urwelt der Schweiz. – Schultheß, Zürich. XXIX, 622 pp., 19 pls.

Heer, O. (1883): Die Urwelt der Schweiz. 2. Ed. – Schultheß, Zürich. XIX, 713 pp.

Krell, F.-T. (1996): Discussion Draft of the Fourth Edition of the International Code of Zoological Nomenclature: Comment. – Bull. Zool. Nom. 53: 86.

Krell, F.-T. (2000): The Fossil Record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). – Invertebr. Tax. 14: 871–905.

Lebis, E. (1960): Helictopleurina. – Faune de Madagascar 11: 25–130.

Orbigny, H. d' (1915): Synopsis d'un genre nouveau d'Oniticellides (Scarabaeidae Coprini) spécial à Madagascar. – Ann. Soc. Ent. Fr. 84: 402–434.

Paulian, R. & Y. Cambefort (1991): Remarques sur le genre *Helictopleurus* et description des trois nouvelles espèces (Coleoptera, Scarabaeidae). – Rev. fr. Ent., N.S. 13: 113–118.

Scudder, S. H. (1891) Index to the known fossil insects of the world including myriapods and arachnids. – Bull. U. S. Geol. Surv. 71: 744 pp.

F.-T. Krell, Entomology Department, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, U.K. Email: F.Krell@nhm.ac.uk

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 49	H. 1–4	S. 179–189	Bonn, Dezember 2000

Nachruf: Paul Leyhausen (1916-1998)

Gustav Peters

Paul Leyhausen verstarb in seinem 82. Lebensjahr, mitten aus einem aktiven Leben heraus und voller Pläne für die Fortsetzung eigener wissenschaftlicher Untersuchungen und für Publikationen. Mit ihm ging einer der letzten noch lebenden „Männer der ersten Stunde" der Ethologie im deutschsprachigen Raum, die schon vor der Gründung des Max-Planck-Instituts für Verhaltensphysiologie und erst recht danach im direkten Umfeld von Konrad Lorenz und in regem persönlichem Gedankenaustausch mit ihm arbeiteten und deren Vorstellungen und wissenschaftliche Arbeiten dieses Forschungsgebiet entscheidend mit prägten.

Paul Leyhausen wurde am 10. 11. 1916 in Bonn geboren, wo er auch die Grundschule besuchte und am Staatlichen Beethoven-Gymnasium im Jahre 1936 das Abitur mit Auszeichnung bestand. Es folgten – wie in den Jahren üblich – Arbeits- und Wehrdienst bis 1939. Direkt anschließend begann er an der Universität Bonn sein Studium in den Fächern Zoologie, Botanik, Chemie und Geologie. 1941 wechselte er wegen seines Interesses für die Tierpsychologie auf Empfehlung des Bonner Professors für Zoologie August Reichensperger an die Universität Königsberg, um bei Konrad Lorenz, dem Direktor des dortigen Instituts für

Vergleichende Psychologie, zu studieren. Wegen der Kriegszeit war Paul Leyhausen dessen einziger fortgeschrittener Student und hatte als seine wissenschaftliche Hilfskraft das große Glück, nahezu täglich im persönlichem Kontakt mit seinem Lehrer zu arbeiten und in den Gesprächen mit ihm praktisch ein sehr eingehendes Privatissimum zu erfahren. Aus dieser Zeit gründete sich seine lebenslange enge Verbindung mit Konrad Lorenz. Lange währte diese ideale Studiensituation allerdings nicht, denn im Januar 1942 wurde Paul Leyhausen zum Kriegsdienst beim Afrikakorps eingezogen, geriet aber bald in englische Kriegsgefangenschaft. Deren überwiegenden Teil verbrachte er in Kanada und wurde daraus erst 1947 entlassen. Daß sein Interesse an der Tierpsychologie auch in diesen Jahren stets wach blieb, belegt seine erste wissenschaftliche Publikation 1948, die über Verhaltensbeobachtungen an einem jungen Schwarzbären berichtet. Diesen hatte er während der Kriegsgefangenschaft in Kanada gepflegt.

Nach der Rückkehr aus der Gefangenschaft nahm er noch in demselben Jahr an der Universität Freiburg im Breisgau sein Studium mit den Fächern Zoologie, Psychologie und Geologie wieder auf und promovierte als erster Doktorand der Universität nach dem 2. Weltkrieg im August 1948 mit einer von Otto Koehler betreuten Dissertation über „Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden“ mit „summa cum laude“ zum Dr. rer. nat. Mit ersten Beobachtungen zu dieser Arbeit hatte er bereits in seiner Studienzeit in Königsberg begonnen, wo Otto Koehler damals Zoologie lehrte. Seine Dissertation, deren wesentliche Ergebnisse 1950 in der noch jungen „Zeitschrift für Tierpsychologie“ veröffentlicht wurden, zeichnete inhaltlich einen Weg vor, auf dem Paul Leyhausen noch viele wissenschaftliche Projekte in Angriff nehmen sollte, ohne in der Fragestellung je ‚eingleisig’ zu sein.

Nach dem Abschluß seines Studiums mußte er sich seinen Lebensunterhalt zunächst für kurze Zeit als Fabrik-Hilfsarbeiter verdienen, bevor er im Mai 1949 eine Stelle als Assistent am Psychologischen Institut der Humboldt-Universität zu Berlin (Direktor: Prof. Dr. K. Gottschaldt) antrat. Diese gab er allerdings aufgrund der politischen Verhältnisse schon im Oktober desselben Jahres wieder auf. Von November 1949 bis Mai 1952 erhielt er ein Forschungsstipendium des Kultusministeriums des Landes Nordrhein-Westfalen. Während dieser Zeit hatte er einen Arbeitsplatz im Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn, wesentlich gefördert durch den damaligen Säugetierkustos des Museums, Dr. Heinrich Wolf. Man darf wohl annehmen, daß er damit an einen ihm vertrauten Ort zurückkehrte. Das Museum Koenig wird er nach dessen Eröffnung 1934 noch als Schüler des Beethoven-Gymnasiums, das ja nur einige Hundert Meter vom Museum entfernt an derselben Straße seiner Vaterstadt liegt, ziemlich sicher öfter besucht haben. In den Jahren am Museum Koenig standen ihm neben seinem Arbeitszimmer ein kleines Tierhaus mit 5 Gehegen und einem Versuchsraum sowie bis zu 6 Außengehege für die Tierhaltung zur Verfügung. Damit hatte er die Möglichkeit, eine Anzahl von Hauskatzen sowie – als erstes Exemplar einer wildlebenden Felidenart in seiner Obhut – eine einzelne brasilianische Tigerkatze zu halten und ihr Verhalten über einen längeren Zeitraum hin unter kontrollierten Bedingungen zu beobachten sowie gezielte Versuche dazu zu unternehmen. Die frühen Bonner Untersuchungen und die daraus abgeleiteten Schlußfolgerungen und Hypothesen bildeten einen entscheidenden Grundstock für Paul Leyhausens spätere analytische und theoretische Arbeiten zum Verhalten von Säugern und des Menschen. In dieser Bonner Zeit legte Paul Leyhausen 1950 die Hauptprüfung für Diplompsychologen ab und hatte dann von 1951 bis 1952 einen Lehrauftrag für Tierpsychologie am Psychologischen Institut der Universität Bonn (Prof. Dr. E. Rothacker).

Mit der Anstellung als Referent für Biologie am Institut für den Wissenschaftlichen Film in Göttingen im Juni des Jahres 1952 begann die nächste Phase seiner wissenschaftlichen Laufbahn, die trotz einer gewissen Neuorientierung an ihm aus seinen Bonner Verhaltensuntersuchungen vertraute Arbeitstechniken anknüpfte, aber auch wesentliche Voraussetzungen für seine späteren wissenschaftlichen Arbeiten liefern sollte, denn die filmische und photographische Dokumentation des Verhaltens der beobachteten Tiere und die anschließende eingehende Analyse der Verhaltensabläufe anhand dieses Aufnahmematerials würden für ihn einer der wesentlichen methodischen Ansätze bleiben. Genau 6 Jahre bis zum Mai 1958 arbeitete Paul Leyhausen an diesem Institut und war dort einer der Mitbegründer der Encyclopaedia Cinematographica; in seiner Zeit in Göttingen produzierte er mehr als 100 wissenschaftliche Filme.

Ab Juni 1958 hatte er dann eine Assistentenstelle am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Abteilung Lorenz, inne und baute in den beiden folgenden Jahren in Wuppertal eine eigenständige, zu dieser Abteilung gehörige Arbeitsgruppe mit einem eigenen Gebäude auf. Zu deren Leiter wurde er 1961 ernannt und blieb es bis zu seiner Emeritierung im Jahre 1981. Hier konnte er nach eigenen Vorstellungen bauliche und sonstige Voraussetzungen für die Haltung und Beobachtung von Feliden und Viverriden schaffen, die es ihm ermöglichten, seinen Forschungsvorhaben an diesen Tieren unter geeigneten Bedingungen nachzugehen. Als seine wesentlichen Arbeitsgebiete hier sind zu nennen: Systematik katzenartiger Raubtiere, Aktionskataloge des Verhaltens von Katzen- und Viverridenarten, Ontogenese und Phylogenese komplexer Antriebssysteme, Raum-Zeit-Systeme des Sozialverhaltens bei Säugern und des Menschen sowie menschliche Antriebsprobleme.

Über die mehr als 20 Jahre des Bestehens seiner Arbeitsgruppe in Wuppertal wurden in dem Institut zahlreiche Katzenarten gehalten, darunter Arten, die vorher kaum je in Menschenobhut gelangt waren (Flachkopfkatze, Marmorkatze, Afrikanische Goldkatze) und/oder deren längerfristig erfolgreiche Haltung bis dahin meist erhebliche Schwierigkeiten bereitet hatte (Schwarzfußkatze, Sandkatze). Nur über die langen Jahre des engen täglichen ‚Zusammenlebens' mit diesen wie auch mit den anderen im Wuppertaler Institut gehaltenen Arten (u.a. Asiatische Goldkatze, Bengalkatze, Serval, Baumozelot) konnte die umfassende und genaue Kenntnis ihrer Verhaltensrepertoires wie auch möglicher individueller Verhaltenseigentümlichkeit einzelner Tiere wachsen, die ihren Niederschlag in Paul Leyhausens Publikationen fand. So geht das heute bekannte Wissen über das Verhalten der meisten dieser Felidenarten immer noch zu einem ganz überwiegenden Teil auf die Beobachtungen in seiner Arbeitsgruppe zurück. Verstarben Tiere im Wuppertaler Institut, so wurden diese als Belegexemplare mit eingehender Dokumentation an wissenschaftliche Sammlungen abgegeben.

Für eigene Beobachtungen zum Verhalten von katzenartigen Raubtieren im Freiland oder – bei bei sehr seltenen Arten oder Arthybriden und Beobachtungen von anderen Carnivora – auch in Zoos und anderen Tierhaltungen sowie im Rahmen von Aufgaben im Natur- und Artenschutz führten Paul Leyhausen von 1962 bis viele Jahre nach seiner Emeritierung längere Forschungsreisen – in den meisten Fällen mehrfach – nach Afrika, Bangladesh, Indien, Japan, Malaysia, Thailand, Sri Lanka und in die USA. In seiner Wuppertaler Zeit hatte er seit dem Sommersemester 1964 einen Lehrauftrag für Tierpsychologie am Psychologischen Institut der Universität Bonn (Prof. Dr. H. Thomae) inne, beendete ihn dann aber auf eigenen Wunsch mit dem Sommersemester 1970. 1967 erhielt er an der Universität Düsseldorf die Venia legendi für Verhaltensforschung und wurde an derselben Hochschule im April 1970 zum apl. Professor ernannt. Seine Lehrtätigkeit an dieser Universität hielt er bis zu seiner Emeritierung 1981 aufrecht. Am 14. Mai 1998 starb Paul Leyhausen in seinem Wohnort Windeck im Bergischen Land.

Die wissenschaftliche Veröffentlichungstätigkeit Paul Leyhausens überspannt nicht nur einen Zeitraum von einem halben Jahrhundert, sie ist auch in ihrem thematischen Spektrum beeindruckend. Konrad Lorenz hat ihn in einer Laudatio einmal als denjenigen Ethologen seiner Generation gekennzeichnet, dessen Verdienste in einem Maße wie bei nur wenigen anderen gleichmäßig zwischen Analyse, Theorie und Praxis verteilt sind. Wer mit dem wissenschaftlichen Lebenswerk Paul Leyhausens nicht so vertraut ist, dem mag dies am besten wohl eine kleine Zusammenstellung einiger seiner Publikationen verdeutlichen – sicherlich in der Auswahl etwas persönlich ‚gefärbt' und in der Zuordnung zu wenig differenziert, da sich die einzelnen Arbeiten oft nicht primär nur einem dieser drei Gebiete zurechnen lassen. Mit der Erwähnung der einzelnen Veröffentlichungen an dieser Stelle soll allerdings keine definitive Bewertung ihrer allgemeinen oder speziellen Bedeutung vorgenommen sein oder gar eine derjenigen Arbeiten, die hier nicht aufgeführt sind.

Wenn man mit der Praxis beginnen will, so sind hier gleich mehrere Felder zu nennen, auf denen Paul Leyhausen wichtige Beiträge geleistet hat. Seine eigenen Erfahrungen in der erfolgreichen Haltung von Feliden an seinem Institut waren die Grundlage von Publikationen wie "Smaller cats in the zoo" (1962) oder "Breeding the Blackfooted cat in captivity" (1966, zusammen mit B. Tonkin); Zoos in verschiedenen Ländern haben bei der Planung neuer Häuser oder Gehege für die Haltung von katzenartigen Raubtieren verschiedentlich seinen Rat eingeholt. Mit den spezifischen Problemen der Nutztierhaltung setzte er sich in Arbeiten wie "Intensive animal farming: aims and repercussions" (1968) oder „Käfighaltung von Legehennen in sogenannten Legebatterien" (1981) auseinander. Angesichts der Tatsache, daß Hauskatzen in vielfältiger Weise als Versuchstiere eingesetzt werden, faßte er seine für diesen Bereich wichtigen Erkenntnisse in „Verhaltenskenntnis als Instrumentenkunde, dargestellt am Versuchstier Katze" (1978) zusammen. Fragen des praktischen Vorgehens im Bemühen um den Artenschutz der Feliden behandelt die 1980 publizierte Arbeit "The preservation of felid species: can captive breeding be the answer?". In einem Beitrag „Gedanken zur menschentauglichen Siedlungsplanung" (1971) formuliert Paul Leyhausen schließlich auch Überlegungen zu Problemen der Praxis der Siedlungsplanung für Menschen aus ethologischer Sicht.

Seine wesentlichen ethologischen Arbeiten analytischen Charakters und seine grundlegenden theoretischen Beiträge zum Forschungsgebiet der Ethologie sind in den meisten Fällen so eng miteinander verzahnt, daß eine Zuordnung einzelner Publikationen zu nur einem dieser beiden Felder ihrer Bedeutung nicht gerecht würde. In einer kleinen, daher gemeinsamen Zusammenstellung kann man hier – in chronologischer Abfolge – Publikationen wie zum Beispiel "The communal organization of solitary mammals" (1965), „Über die Funktion der Relativen Stimmungshierarchie (Dargestellt am Beispiel der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Beutefangs von Raubtieren)" (ebenfalls 1965), „Biologie von Ausdruck und Eindruck" (1967), "The phylogenesis of predatory behavior in mammals" (1972, zusammen mit J. Eisenberg) und "Marking behaviour of some Viverridae and Felidae – time interval analysis of the marking pattern" (1976, zusammen mit G. Verberne) aufführen. Die Arbeit „Biologie von Ausdruck und Eindruck" entwickelte schon grundlegende Vorstellungen zum Kommunikationsverhalten bei Tieren, wie sie erst wieder genau ein Jahrzehnt später in umfassenden theoretischen Darstellungen wie dem Buch "The Behavior of Communicating – An Ethological Approach" von W. John Smith mit dem Konzept von 'message' eines Signals (seitens seines Senders) und 'meaning' eines Signals (für dessen Empfänger bzw. Adressaten) ausgeführt werden sollten. Wie auch Smith ist sie aber leider bisher der Aufmerksamkeit von Autoren aus dem englischsprachigen Raum offensichtlich entgangen.

Eine erste Synthese seiner Forschungsarbeiten zum Verhalten von katzenartigen veröffentlichte Paul Leyhausen schon 1956 unter dem Titel „Verhaltensstudien an Katzen" als Beiheft 2 zur „Zeitschrift für Tierpsychologie" in der Reihe „Fortschritte der Verhaltensforschung – Advances in Ethology", im selben Jahr erschien im „Handbuch der Zoologie" „Das Verhalten der Katzen". Diese beiden umfangreichen Publikationen waren die ersten Versuche zur Erstellung eines kompletten Verhaltensinventars und seiner Analyse bei einer Säugetierart mit komplexem Verhalten in der Geschichte der noch jungen Ethologie. Die „Verhaltensstudien an Katzen" erlebten bis 1975 4 Auflagen, bevor sie dann 1979 in einer völligen Neubearbeitung unter dem Titel „Katzen, eine Verhaltenskunde" veröffentlicht wurden. Noch im selben Jahr erschien die englischsprachige Ausgabe "Cat behavior; the predatory and social behavior of domestic and wild cats", 1998 die japanische Ausgabe. Während die Ausführungen in den beiden ersten Auflagen der „Verhaltensstudien an Katzen" noch weitgehend auf seinen Verhaltensbeobachtungen an Hauskatzen basierten, arbeitete Paul Leyhausen in die späteren Auflagen zunehmend auch die umfangreichen Ergebnisse seiner Untersuchungen an anderen Felidenarten sowie an Viverriden ein, die er in seiner Arbeitsgruppe in Wuppertal, in Zoos und in Freilandaufenthalten gewonnen hatte. In ihrer letzten Fassung „Katzen, eine Verhaltenskunde" bündelt diese Buchveröffentlichung noch einmal seine wesentlichen analytischen Ansätze zum Verständnis des Verhaltens dieser Säugetiere und einige seiner grundlegenden theoretischen Vorstellungen.

Wie eine Reihe anderer Ethologen seiner Generation hatte auch Paul Leyhausen trotz einiger Anfeindungen, die ihm dies eintrug, keine Scheu, das Verhalten des Menschen aus seiner Analyse des Verhaltens von Säugetieren heraus ebenso in einem stammesgeschichtlichen Zusammenhang zu sehen und in bestimmten Phänomenen zu erklären und hat dementsprechend in mehreren Publikationen zu einigen durchaus kontroversen Themen sehr bestimmt Stellung bezogen. In einer kleinen Auswahl seien hier nur Veröffentlichungen zu Themen wie „Vergleichendes über die Territorialität bei Tieren und den Raumanspruch des Menschen" (1954), „Säugetierkunde und Verhaltensforschung am Menschen" (1969), „Über die stammesgeschichtliche Herkunft menschlicher Antriebs- und Verhaltensweisen" (1972), "The biological basis of ethics and morality" (1974), „Intimität im Wechselspiel von Abstand und Nähe" (1976) oder "Analysis of a human releasing mechanism" (1994, zusammen mit J. Pfleiderer) genannt. Paul Leyhausen war immer der Auffassung, daß ein Ignorieren oder gar

Negieren der Tatsache, daß auch das Verhalten des Menschen Anteile hat, die das Ergebnis einer stammesgeschichtlichen Entwicklung sind, den Weg zur Einsicht in grundlegende Zusammenhänge verstellt und mögliche Ansätze zur Lösung erkannter Probleme erschwert.

Die letzte, erst posthum publizierte wissenschaftliche Veröffentlichung Paul Leyhausens – 1999 zusammen mit M. Pfleiderer im "Journal of zoological Systematics and evolutionary Research" – ist noch einmal beredtes Zeugnis seines stets wachen Interesses an den auch heute noch ungelösten Problemen der Systematik und Taxonomie der Feliden, seines Bestrebens, mit innovativen methodischen Ansätzen zu deren Lösung beizutragen, und seines Engagements für den Artenschutz. Weil er sich in diesem konkreten Fall nur zu gut der direkten Auswirkungen bewußt war, die die divergierenden Auffassungen der "scientific community" zum taxonomischen Status der Iriomote-Katze auf die internationalen und nationalen Regelungen und letztlich wohl auch die konkreten praktischen Bemühungen zu ihrem Schutz haben mußten, war er bestrebt, mit seiner wissenschaftlichen Arbeit den eigenständigen Artstatus der Iriomote-Katze sowie ihre systematische Stellung zu klären und abzusichern. Sein lange gehegtes Vorhaben, eine große Feliden-Monographie zu verfassen, konnte er leider nicht mehr in die Tat umsetzen; angesichts seiner umfassenden Kenntnis dieser Säugerfamilie wäre diese sicherlich für längere Zeit das definitive Werk über die Feliden geworden. Ein vollständiges Verzeichnis der wissenschaftlichen Veröffentlichungen Paul Leyhausens beschließt diesen Nachruf.

In Würdigung seiner wissenschaftlichen Leistungen wurde er 1967 zum Honorary Research Associate der Smithsonian Institution, Washington, D.C., ernannt, wo ihn am National Zoological Park vor allen Dingen mit dem Leiter der dortigen zoologischen Forschungsabteilung, Dr. J. Eisenberg, über viele Jahre eine enge Zusammenarbeit verband. Über unterschiedlich lange Zeiträume war er Mitherausgeber mehrerer wissenschaftlicher Zeitschriften wie "Aggressive Behavior", "Applied Animal Ethology", "Behaviour" und "Ethics in Science and Medicine". Seine Mitgliedschaft in einer Reihe nationaler und internationaler Gremien ermöglichte es ihm, auch außerhalb seines engeren Fachgebiets wichtige Entscheidungen mit zu gestalten oder zumindest vorzubereiten. So war er seit 1974 für mehrere Jahre Mitglied des „Deutschen Rates für Landespflege", von 1969–1975 Mitglied des „Beirats für Tierschutz beim Bundesminister für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten" und 1975 Vorsitzender der „Arbeitsgruppe tierschutzgerechte Versuchstierhaltung" bei demselben Bundesministerium. Die ihm vielleicht wichtigste Position und wohl auch diejenige, aus der heraus er seinen Einfluß für von ihm wirklich als vorrangig erachtete Belange am ehesten zur Geltung bringen konnte, hatte er von 1969 bis 1979 als erster Chairman der "Cat Specialist Group" der IUCN ("International Union for Conservation of Nature and Natural Resources") inne. In dieser Funktion konnte er internationale und nationale Bemühungen um den Schutz der katzenartigen Raubtiere anregen und teilweise auch entscheidend voranbringen, so z.B. auf internationaler Ebene im Rahmen des „Washingtoner Artenschutzübereinkommens" oder national das "Project Tiger" in Indien. Man darf ohne Übertreibung feststellen, daß Paul Leyhausen sich in einem Umfang wie nur wenige Ethologen seines internationalen Ansehens für Belange des Arten-, Natur- und Tierschutzes aktiv eingesetzt hat. Hierbei hat er sich auch nicht vor Konflikten mit ganz unterschiedlichen Instanzen in praktischen sowie eher grundlegenden Fragen gescheut.

Die Anerkennung seiner fachlichen Autorität in allen Fragen, die Katzen – ob nun Hauskatzen oder wildlebende Feliden – und speziell ihr Verhalten betreffen, war wirklich eindrucksvoll; ob Wissenschaftler oder Laie, für Menschen, die sich ernsthaft mit Katzen befaßten, war er die Autorität schlechthin. Auch wenn es sicherlich nur ganz wenigen Ethologen vergönnt ist, daß ihr Name aufgrund ihres überragenden Beitrages zur Kenntnis des Verhaltens einer bestimmten Tiergruppe in der allgemeinen Vorstellung so eng mit dieser verknüpft ist, darf diese Tatsache doch nicht den Blick dafür verstellen, daß Paul Leyhausens wissenschaftliches Lebenswerk in seiner Bedeutung für die Ethologie weit über das hinausreicht, was er im engeren Sinne zum Verständnis des Verhaltens von Feliden und anderen Raubtieren geleistet hat. Der Titel der 1968 gemeinsam mit Konrad Lorenz publizierten gesammelten Abhandlungen „Antriebe tierischen und menschlichen Verhaltens" (1973 in englischer Übersetzung als "Motivation of Human and Animal Behavior") spiegelt dies gut wider: wesentliche Beiträge zum Verständnis grundlegender Mechanismen des Verhaltens von Säugetieren und Menschen werden mit seinem Namen verbunden bleiben.

Veröffentlichungen von Paul Leyhausen

1948

– Beobachtungen an einem jungen Schwarzbären (*Ursus americanus* Pall.). – Zeitschrift für Tierpsychologie 6: 433–444.

1949

– Liebhaberaquarium und Tierpsychologie. – Deutsche Aquarien- und Terrarien-Zeitschrift 2: 55–56, 92–93.

– Kennen Fische sich persönlich? – Deutsche Aquarien- und Terrarien-Zeitschrift 2: 130–131

1950

– Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden, mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. – Zeitschrift für Tierpsychologie 7: 46–83.

1951

– Einführung in die Eindruckskunde. – Schola 6: 895–900.

1952

– Das Verhältnis von Trieb und Wille in seiner Bedeutung für die Pädagogik. – Lebendige Schule (Schola) 7: 521–542.

– Über die Beziehung der Katze zum Beutetier. – Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Freiburg, 200–202.

1953

– Beobachtungen an einer brasilianischen Tigerkatze. – Zeitschrift für Tierpsychologie 10: 77–91.

1954

– Die Entdeckung der relativen Koordination: Ein Beitrag zur Annäherung von Physiologie und Psychologie. – Studium Generale 7: 45–60.

– Vergleichendes über die Territorialität bei Tieren und den Raumanspruch des Menschen. – Homo 5: 68–76.

1955

– Die Zoologische Film-Enzyklopädie. – Zeitschrift für Säugetierkunde 20: 135–137.

– Über die Wahl des Sexualpartners bei Tieren. – Zeitschrift für Sexualforschung 6: 47–56.

– Filmenzyklopädie und Vergleichende Verhaltensforschung. – Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, Erlangen, 323–325.

– Filmenzyklopädie und vergleichende Bewegungsanalyse. – Research Film 2: 92–95.

1956

– Verhaltensstudien an Katzen. – Paul Parey Verlag, Berlin (Beiheft 2 zur Zeitschrift für Tierpsychologie).

– Über die unterschiedliche Entwicklung einiger Verhaltensweisen bei den Feliden. – Säugetierkundliche Mitteilungen 4: 123–125.

– Das Verhalten der Katzen. – Handbuch der Zoologie 8, 10 (21), 1–34.

1957

– Das Beutespiel der Katzen. – Die Umschau 57: 225–228.

– Wissenschaftliche Aufnahmen von tierischem Verhalten. – Orion 1957, Heft 1: 21–27.

1959

– Vom Leben mit Katzen. – In: Oh diese Katzen (B. Lohse, Zusammenstellung und Bearbeitung), Umschau-Verlag, Frankfurt/Main, 45–63.

– Das Revier einer Hauskatze. – Zeitschrift für Tierpsychologie 15: 666–670. (zusammen mit R. Wolff)

1960

– Charles Robert Darwin – ein Irrlehrer? – Orion 1960, Heft 8: 655–659.

1961

– Die Katze in der Nagetierbekämpfung. – Gesundheitswesen und Desinfektion 53: 102–105.

1962

– Domestikationsbedingte Verhaltenseigentümlichkeiten der Hauskatze. – Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie 77: 191–197.

– Smaller cats in the zoo. – International Zoo Yearbook 3: 11–21.

– *Felis nigripes* – Katzenzwerg aus Südwestafrika. – Die Umschau 62, Heft 24, 768–770.

1963

– Über südamerikanische Pardelkatzen. – Zeitschrift für Tierpsychologie 20: 627–640.

– Vogelschutz – Jagdschutz – Katzenschutz – Naturschutz – Tierschutz. – Information Nr. 11, Bund der Tierfreunde, Wiesbaden, 4–6.

1965

– The communal organization of solitary mammals. – Symposia of the Zoological Society of London 14: 249–263.

– Über die Funktion der Relativen Stimmungshierarchie (Dargestellt am Beispiel der phylogenetischen und ontogenetischen Entwicklung des Beutefangs von Raubtieren). – Zeitschrift für Tierpsychologie 22: 412–494.

– Das Motivationsproblem in der Ethologie. – Handbuch der Psychologie 2: Motivation (Hrsg. H. Thomae). Verlag für Psychologie Dr. C. J. Hogrefe, Göttingen, 794–816.

– The sane community – a density problem? – Discovery (London) 26(9): 27–33.

– Die biologische Fundierung komplexer menschlicher Verhaltensweisen. – 24. Kongreß der Deutschen Gesellschaft für Psychologie, Wien 1964, Symposium IV (Hrsg. H. Heckhausen). Verlag für Psychologie Dr. C.J. Hogrefe, Göttingen, 133–144.

1966

– Breeding the Brazilian Ocelot-cat in captivity. – International Zoo Yearbook 6: 176–178. (zusammen mit M. Falkena)

– Breeding the Blackfooted cat in captivity. – International Zoo Yearbook 6: 178–182. (zusammen mit B. Tonkin)

– Gesunde Gemeinschaft – ein Dichteproblem? – BP Kurier 18 (II/III): 21–27.

1967

– Zur Naturgeschichte der Angst. – Politische Psychologie 6: 94–112.

– Sexual behaviour in mammals: recognition, choice, selection, causation. – In: Penguin Science Survey 1967 (Biology): The Biology of Sex (ed. A.C. Allison). Penguin Books, London, 221–239.

– Biologie von Ausdruck und Eindruck. – Psychologische Forschung 31: 113–227.

– Artikel "Caracal", "Cheetah", "Clouded leopard" und "Cat Family". – In: Encyclopedia Americana, New York.

1968

– Von den Grenzen menschlicher Anpassungsfähigkeit. – In: Was ist das – der Mensch? (Hrsg. J. Schlemmer), R. Piper & Co Verlag, München, 83–92.

– Antriebe tierischen und menschlichen Verhaltens. – R. Piper & Co Verlag, München. (zusammen mit K. Lorenz)

– Intensive animal farming: aims and repercussions. – In: Factory Farming – Facing Fundamental Issues (ed. R. Harrison). Selbstverlag, Ruth Harrison Advisory Group, London, 1–9.

– Cytogenetische Untersuchungen an südamerikanischen Pardelkatzen. – Zeitschrift für Säugetierkunde 33: 315–320. (zusammen mit M. Geisler, A. Gropp & B. Tonkin)

– Further comment on the proposed conservation of *Panthera* Oken, 1816 (Mammalia, Carnivora). – Bulletin of Zoological Nomenclature 25: 130.

1969

– Intensive Tierzucht: Zweck und Wirkung. – Information 9(25): 10–12.

– The dilemma of social man. – Science Journal (London) 5A(4): 71–89

– Säugetierkunde und Verhaltensforschung am Menschen. – In: Verhaltensforschung im Rahmen der Wissenschaft vom Menschen (Hrsg. F. Keiter). Musterschmidt Verlag, Göttingen, 71–89.

– Human nature and modern society. – Social Research (New York) 36: 510–529.

1970

– Das Selbstmißverständnis und die Zukunft des Menschen. – Verlag Die Waage, Zürich.

– Dauert der Friede schon zu lange? – In: Krieg und Frieden (Hrsg. J. Schlemmer). R. Piper & Co Verlag, München, 13–25.

1971

– Artikel „Anlagen". – In: Lexikon der Psychologie. Herder Verlag, Freiburg i.Br., 110–111.

– Dominance and territoriality as complements in mammalian social structure. – In: Behavior and Environment, Proceedings of the International Symposium "The Use of Space in Animals and Men" (ed. H. Esser). Plenum Press, New York, 22–33.

– Gedanken zur menschentauglichen Siedlungsplanung. – Der Siedler-Berater 1971(1): 1–12.

– The scope of human ecology. – In: Science, Man and his Environment, Proceedings of the 4th International Conference "Science and Society", (eds. B. Gluscevic, S. Maricic & B. Perovic). Science and Society Association, Belgrade, 243–251.

– Angeborene Triebe und kulturelle Kontrollmuster – eine Verhältnisbestimmung aus der Sicht der Verhaltensforschung. – Protokoll Nr. 315 der Evangelischen Akademie Rheinland-Westfalen, Mülheim a.d. Ruhr, 2–17.

1972

– Artikel "Behaviour Physiology". - In: Kodansha Encyclopedia. Kodansha Ltd., Publishers, Tokio.

– The phylogenesis of predatory behavior in mammals. – Zeitschrift für Tierpsychologie 30: 59–93. (zusammen mit J. F. Eisenberg)

– Über die stammesgeschichtliche Herkunft menschlicher Antriebs- und Verhaltensweisen. – Osnabrücker Naturwissenschaftliche Mitteilungen 1: 89–101.

1973

– Ethological aspects of human behaviour. – Proceedings of the International Conference "The Origin of Man", Rome, 1971. Accademia Nazionale dei Lincei, Roma, 219–241.

– Verhaltensstudien an Katzen. (3., stark erweiterte Auflage). – Verlag Paul Parey, Berlin.

– Charakter und Konformität. – In: Anpassung als Notwendigkeit (Hrsg. J. Schlemmer). R. Piper & Co Verlag, München, 131–144.

– Motivation of Human and Animal Behavior. – Van Nostrand Reinhold, New York. (zusammen mit K. Lorenz) (englische Übersetzung von: Antriebe tierischen und menschlichen Verhaltens).

– Addictive behavior in free ranging animals. – In: Bayer Symposium IV (Psychic Dependence) (eds. L. Goldberg & F. Hoffmeister). Springer Verlag, Heidelberg, 58–64.

– Was ist ein Geburtendefizit? – Zur Debatte 3(3–4): 16.

– Bevölkerungsdichte und Ökologie. – In: Sterbendes Volk (Hrsg. J. Gründel). Verlag Patmos, Düsseldorf, 78–114.

1974

– Vom Ursprung des „handelnden Wesens". - In: Standorte im Zeitstrom (Festschrift für Arnold Gehlen) (Hrsg. E. Forsthoff & R. Förstel). Athenäum Verlag, Frankfurt/M., 197–226.

– The biological basis of ethics and morality. – Science, Medicine and Man 1: 215–235.

– Antrieb und Motivation aus ethologischer Sicht. – In: Verhaltensforschung und Verhaltenstherapie (4. Weinsberger Kolloquium) (Hrsg. F. Reimer), 1–19.

– Aspects phylogénétiques, ontogénétiques et actogénétiques du concept de l'aggressivité. – In: L'aggressivité: Pulsion ou réponse à l'environnement? Entretiens de Rueil, Cahiers Sandoz no. 28. l'Imprimerie des Tournelles, Paris.

– Stichworte „Geschlechtsrolle" und „Instinkt". – In: Lexikon der Familien- und Lebensberatung (Hrsg. S. Keil). Kreuz-Verlag, Stuttgart, Berlin, 392–393, 519–521.

1975

– Ecology, behaviour, quality of life and the method of quantification. – In: Systems Approaches and Environmental Problems (ed. H. W. Gottinger). Vandenhoeck & Ruprecht Verlag, Göttingen, 333–349.

– Comment on the proposed conservation of *Pan* Oken, 1816, and *Panthera* Oken, 1816. – Bulletin of Zoological Nomenclature 32: 68–69.

– Ethologische Modelle der Antriebsstörung. – In: Psychiatrie und ethologische Aspekte abnormen Verhaltens (Hrsg. H. Kranz & K. Heinrich). Georg Thieme Verlag, Stuttgart, 113–120.

1976

– Intimität im Wechselspiel von Abstand und Nähe. – In: Der Verlust der Intimität (Hrsg. J. Schlemmer). R. Piper & Co Verlag, München, 121–131.

– Marking behaviour of some Viverridae and Felidae – time interval analysis of the marking pattern. – Behaviour 56: 192–253. (zusammen mit G. Verberne)

– The use of the comparative method in motivational theory. – In: Methods of Inference from Animal to Human Behaviour (ed. M. von Cranach). Mouton, The Hague, & Aldine, Chicago, 197–212.

– Wilderness – is it useless? – Oryx 13: 289.

– Erosion and the hippos. – Oryx 13: 303–304.

– Réflexions sur les chats domestiques. Colloquium "Ethology and Veterinary Medicine", Brussels 1974. – Annales de Médicine Vétérinaire 120: 465–471.

1977

– Ökologie – Vorschriften gegen den Fortschritt? – Bild der Wissenschaft 14(1): 94–111.

– Im Zeichen des Tigers – Umweltprogramm in Indien. – Bild der Wissenschaft 14(8): 54–61.

– Die ethologischen Grundlagen des Lernens. – In: Intelligenz, Lernen und Lernstörungen (Hrsg. G. Nissen). Springer Verlag, Heidelberg, 14–25.

– Conservation of the tiger (*Panthera tigris tigris* L.) in India. Report on a mid-term study of Project Tiger. – IUCN, Morges. (zusammen mit C. W. Holloway und M. K. Ranjitsinh)

1978

– Umweltverständnis und Umweltbewußtsein. – In: Natur- und Umweltschutz in der Bundesrepublik Deutschland (Hrsg. G. Olschowy). Paul Parey Verlag, Berlin & Hamburg, 17–24.

– Verhaltenskenntnis als Instrumentenkunde, dargestellt am Versuchstier Katze. – In: Das Tier im Experiment (Hrsg. H. Weihe). Huber Verlag, Bern, 50–63.
– Stichwort „Lorenz“. – In: Unedi's Encyclopedic Dictionary (Hrsg.: M. Vitale). Unedi, Milano, 394.
– Wunsch und Bedürfnis aus der Sicht der Verhaltensforschung. – In: Philosophie aktuell 11: Die ‚wahren’ Bedürfnisse (Hrsg. S. Moser, G. Ropohl & W. Zimmerli). Schwabe & Co Verlag, Basel & Stuttgart, 35–50.
– Das Zusammenspiel von Erbe und Umwelt. – In: Der neue Streit ums Milieu (Hrsg. J. Schlemmer). Quelle & Meyer, Heidelberg, 72–79.
– Die Frage nach der Willensfreiheit. – In: Der neue Streit ums Milieu (Hrsg. J. Schlemmer). Quelle & Meyer, Heidelberg, 80–90.

1979
– Katzen – eine Verhaltenskunde. – Paul Parey Verlag, Hamburg & Berlin.
– Der Weg der Verhaltensforschung. – In: Meyers Enzyklopädisches Lexikon. Bibliographisches Institut, Mannheim, Wien & Zürich, 467–471.
– Cat Behavior. The Predatory and Social Behavior of Domestic and Wild Cats. – Garland STPM Press, New York & London. (englische Übersetzung von: Katzen – eine Verhaltenskunde).
– Aggression, fear, and attachment; complexities and interdependencies. – In: Human Ethology (ed. M. von Cranach). Cambridge University Press, Cambridge, 253–264.
– Die sogenannte Aggression: Versuch einer Begriffserklärung. – In: Du tust mir weh. Aggression im Leben der Kinder und Jugendlichen (Hrsg. M. Furian). Benz Verlag, Fellbach, 37–51.
– Are neurophysiological techniques adequate to account for agonistic behavior? Peer comment on Adams: Brain mechanisms for offense, defense and submission. – Behavioral and Brain Sciences 2: 223–224.

1980
– The unlearned in learning. – In: The Exercise of Intelligence. The Biosocial Preconditions for the Operation of Intelligence (eds. E. Sunderland & M. T. Smith). Garland STPM Press, New York & London, 71–85.
– Zur ökologischen Rolle katzenartiger Raubtiere. – In: Der Luchs in Europa (Hrsg. A. Festetic). Kilda Verlag, Greven, 75–83.
– The preservation of felid species: can captive breeding be the answer? – In: Management of Wild Cats in Capitivity. Proceedings of the 4th Symposium, The Association of British Wild Animal Keepers (ed. J. Bardzo). Selbstverlag, The Association of British Wild Animal Keepers, Whipsnade, 27–31.

1981
– Käfighaltung von Legehennen in sogenannten Legebatterien. – Neue Juristische Wochenschrift 34: 1308–1309.

1983
– Determination zur Freiheit. – In: Kindlers Enzyklopädie „Der Mensch“ Bd. V (Hrsg. H. Wendt & N. Loacker). Kindler Verlag, München, 75–96.
– Sozialverhalten, Kulturentwicklung und Bevölkerungsdichte. – In: Kindlers Enzyklopädie „Der Mensch“ Bd. V (Hrsg. H. Wendt & N. Loacker). Kindler Verlag, München, 223–242.
– Kleidung: Schutzhülle, Selbstdarstellung, Ausdrucksmittel. – In: Menschliches Verhalten (Hrsg. B. Sitter), 1. Kolloquium der Schweizer Geisteswissenschaftlichen Gesellschaft 1976. Universitätsverlag Freiburg/Schweiz, 137–152.
– Quality of life: a Cheshire cat? – In: Environment and Population. Problems of Adaptation (ed. J. B. Calhoun). Praeger Publishers, New York, 126–129.

1984
– Katzensprache. – Sonderkapitel in: Das neue Katzenbuch von U. Müller. Gräfe & Unzer Verlag, München, 50–60.

1985
– Antrieb, Motivation und Erleben. – In: Emotionalität und Motivation im Kindes- und Jugendalter (Hrsg. Ch. Eggers). Fachbuchhandlung für Psychologie (Verlagsabteilung), Frankfurt/M., 57–94.
– The cat who walks by himself. – In: Leaders in the Study of Animal Behavior (ed. D. A. Dewsbury). Bucknell University Press, Lewisburg, 259–288 (Paperback edition: Studying Animal Behavior. Cambridge University Press, Cambridge, 1989).
– The image of the cat: Mirror of People (Überliefertes Bild der Katze: Spiegelung des Menschen). – In: The Human-Pet Relationship (Die Mensch-Tier Beziehung), International Symposium on the Occasion of the 80th Birthday of Nobel Prize Winner Prof. DDr. Konrad Lorenz, held on October 27 and 28, 1983 in Vienna, Austria. English und Deutsch. Institut für interdisziplinäre Erforschung der Mensch-Tier-Beziehung, Selbstverlag, Wien, 116–120.

1988
– The tame and the wild – another just so story? – In: The Domestic Cat, the Biology of its Behaviour (eds. D. C. Turner & P. Bateson). Symposium Cats '86 – The Behaviour and the Ecology of the Domestic Cat, Universität Zürich-Irchel, September 1–3, 1986. Cambridge University Press, Cambridge, 57-66 (Deutsch: Die Wilden und die Zahmen – was hat es damit auf sich? – In: Die domestizierte Katze. Müller-Rüschlikon, 70–81).
– Freiheit, die ich meine (Zum 85. Geburtstag von Konrad Lorenz). – In: Der Kreis um Konrad Lorenz (Hrsg. W. Schleidt). Paul Parey Verlag, Berlin & Hamburg, 83–86.
– Raubtiere – Einleitung. – In: Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere, Band III, Kindler Verlag, München, 362–369.
– Katzen. – In: Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere, Band III, Kindler Verlag, München, 580–636.
– Pantherkatzen und Verwandte. – In: Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere, Band IV, Kindler Verlag, München, 1-49.
1989
– The evolution of the cultural dimension. – In: The Nature of Culture (ed. W. A. Koch). Proceedings of the International and Interdisciplinary Symposium, October 7–11, 1986, Bochum. Brockmeyer Verlag, Bochum, 4–25.
1991
– What constitutes an aquatic mammal? – In: The Aquatic Ape: Fact or Fiction? (eds. M. Roede, J. Wind, J. Patrick & V. Reynolds). Souvenir Press (E&A), London, 174–181.
– The role of comprehensive perception in tradition. – In: Bioastronomy – The Search for Extraterrestrial Life (Lecture Notes in Physics 390) (eds. J. Heidmann & M. J. Klein). Springer Verlag, Berlin & Heidelberg, 371–374. (zusammen mit M. Pfleiderer).
1992
– Ein neues Verfahren der Schädeluntersuchung zur Anwendung in der Säugetiersystematik. – Bonner zoologische Beiträge 43: 215–228.
– Animal motility: Gestalt or piecemeal assembly? – Behavioral and Brain Sciences 15: 282.
1993
– Zurück in die Zukunft? – Biologen in unserer Zeit 1/93: 16, Beilage zu: Biologie in unserer Zeit 23.
– Caracal, African wildcat and Blackfooted cat studies. – Cat News No. 18: 16–17.
– Lorenzian ethology in relation to genetics and sociobiology. – In: The History of the Knowledge of Animal Behaviour. Proceedings of the International Conference, Liège, March 11–14, 1992 (ed. L. Bodson). Université de Liège, Liège, 423–429.
– Social behaviour, cultural development and population density (Part 1). – Social Biology and Human Affairs 58(1): 14-22.
– Social behaviour, cultural development and population density (Part 2). – Social Biology and Human Affairs 58(2): 1–12.
1994
– Clothing: protective covering, self projection, vehicle of expression. – Social Biology and Human Affairs 59: 51–62.
– Analysis of a human releasing mechanism. – In: Origins of Semiosis (ed. W. Nöth). Mouton de Gruyter, New York, 151–204. (zusammen mit J. Pfleiderer)
– Il Comportamento dei Gatti. – Ethologica I. Adelphi Edizioni, Milano.
– The taxonomic status of the Iriomote cat. – Cat News No. 21: 18–20. (zusammen mit M. Pfleiderer)
1995
– The role of convergence in evolution. – In: Progress in the Search for Extraterrestrial Life. 1993 Bioastronomy Symposium, Santa Cruz, California, August 16–20, 1993 (ed. E. Seth Shostak), Astronomical Society of the Pacific. Mouton de Gruyter, New York, 134–140. (zusammen mit M. & J. Pfleiderer)
– Ethological hazards of interstellar travel. – In: Progress in the Search for Extraterrestrial Life. 1993 Bioastronomy Symposium, Santa Cruz, California, August 16–20, 1993 (ed. E. Seth Shostak), Astronomical Society of the Pacific. Mouton de Gruyter, New York, 544–550. (zusammen mit M. & J. Pfleiderer)
1996
– Katzenseele. – Franckh-Kosmos Verlag, Stuttgart.
1997
– How to define a subspecies. – Cat News No. 26: 22.
(nochmals abgedruckt in: African Primates 3[1–2]: 46–47, 1997–1998).
– More on felid hybrids. – Cat News No. 26: 23.

1998
– Japanische Übersetzung von „Katzen – eine Verhaltenskunde“. – Verlag Dobutsusha, Tokio.
– A field study of the behaviour and ecology of three felid species: Caracal (*Profelis caracal*), African wild cat (*Felis libyca*) and black-footed cat (*Felis nigripes*). – Proceedings, Pan African Association of Zoological Gardens, Aquariums and Botanical Gardens, Annual Conference, Bloemfontein, 39–57.

1999
– The systematic status of the Iriomote cat (*Prionailurus iriomotensis* Imaizumi 1967) and the subspecies of the leopard cat (*Prionailurus bengalensis* Kerr 1792). – Journal of zoological Systematics and evolutionary Research 37: 121–131. (zusammen mit M. Pfleiderer)

Ferner: 102 Lehr- und Forschungsfilme des Instituts für den Wissenschaftlichen Film und der Encyclopaedia Cinematographica, Göttingen.

Dr. Gustav Peters, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig,
Adenauerallee 160, D-53113 Bonn

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer,
Gustav Peters &
Dieter Stüning

Band 49, Hefte 1–4, 1999/2000 ISSN 0006-7172

Redaktionelle Mitarbeit: H. von Issendorf

Vom Band 49, 1999/2000, erschienen

Hefte 1–4 (p. 1–189) **30. Dezember 2000**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany
Druck: JF•CARTHAUS, Bonn
ISSN 0006–7172

Inhalt des 49. Bandes

Arnold, E. N.: The gender of *Podarcis* and the virtues of stability, a reply to W. Böhme 71

Ba, K., L. Granjon, R. Hutterer & J.-M. Duplantier: Les micromammifères du Djoudj (Delta du Sénégal) par l'analyse du régime alimentaire de la chouette effraie *Tyto alba* 31

De la Riva, I.; siehe Lötters

Disney, R. H. L.: Revision of European *Pseudacteon* Coquillett (Diptera, Phoridae) 79

Duplantier, J.-M.; siehe Ba

Frahnert, S.: Wachstumsbedingte Proportionsveränderungen am Schädel des Bibers, *Castor fiber* L., 1758 (Rodentia, Castoridae) 131

Freyhof, J., D. V. Serov & N. T. Nga: A preliminary checklist of the freshwater fishes of the River Dong Nai, South Vietnam 93

Granjon, L.; siehe Ba

Hallermann, J.: A new species of *Calotes* from the Moluccas (Indonesia), with notes on the biogeography of the genus (Sauria: Agamidae) 155

Hille, A., O. Pelz, M. Trinzen, M. Schlegel & G. Peters: Using microsattelite markers for genetic individualization of European wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats 165

Hutterer, R.; siehe Stanley

Hutterer, R.; siehe Ba

Kraft, R.: Ehemalige und aktuelle Verbreitung von Hausspitzmaus, *Crocidura russula* (Hermann, 1780), und Gartenspitzmaus, *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), in Bayern 115

Krell, F.-T.: *Helictopleurus neoamplicollis* nom. nov. for *Helictopleurus amplicollis* (Harold) (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Oniticellini) 177

Lötters, S., I. De la Riva, S. Reichle & G. Soto: First records of *Bufo guttatus* from Bolivia with comments on *Bufo glaberrimus* (Amphibia: Bufonidae) 75

Meinig, H.: Notes on the mammal fauna of the southern part of the Republic of Mali, West Africa 101

Nga, N. T.; siehe Freyhof

Pelz, O.; siehe Hille

Peters, G.: Nachruf: Paul Leyhausen (1916-1998) 179

Peters, G.; siehe Hille

Reichle, S.; siehe Lötters

Schlegel, M.; siehe Hille

Serov, D. V.; siehe Freyhof

Soto, G.; siehe Lötters

Stanley, W. T. & R. Hutterer: A new species of *Myosorex* Gray, 1838 (Mammalia: Soricidae) from the Eastern Arc mountains, Tanzania 19

Stephan, B.: Die Arten der Familie Passeridae (Gattungen *Montifringilla, Petronia, Passer*) und ihre phylogentischen Beziehungen 39

Thomas, N. M.: Morphological and mitochondrial-DNA variation in *Rhinolophus rouxii* Temminck, 1835 (Chiroptera) 1

Trinzen, M.; siehe Hille

Verzeichnis der neuen Taxa im 49. Band

Mammalia: Soricidae
Myosorex kihaulei n. sp. Stanley & Hutterer ... 20

Sauria: Agamidae
Calotes nigriplicatus n. sp. Hallermann ... 156

Diptera: Phoridae
Pseudacteon claridgei n. sp. Disney ... 80

Coleoptera: Scarabaeidae
Helictopleurus neoamplicollis nom. nov. Krell ... 177

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. – *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. – Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. – Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D 53113 Bonn.

Auswahlverfahren. – Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. – Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&" an Stelle von „und". Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des (der) Autors[en], Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN-A4-Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend nummeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. – Parey, Hamburg und Berlin.
Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. – Mammalia 21: 321–335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. – Am. Mus. Novit. 2821: 1–25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. – Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. – Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

(English version in the next number)

Bonner zoologische Beiträge
Band 49, Hefte 1–4, 1999/2000

INHALT

Morphological and mitochondrial-DNA variation in *Rhinolophus rouxii* Temminck, 1835 (Chiroptera)
N. M. Thomas 1

A new species of *Myosorex* Gray, 1838 (Mammalia: Soricidae) from the Eastern Arc mountains, Tanzania
W. T. Stanley & R. Hutterer 19

Les micromammifères du Djoudj (Delta du Sénégal) par l'analyse du régime alimentaire de la chouette effraie, *Tyto alba*
K. Ba, L. Granjon, R. Hutterer & J.-M. Duplantier 31

Die Arten der Familie Passeridae (Gattungen *Montifringilla*, *Petronia*, *Passer*) und ihre phylogentischen Beziehungen
B. Stephan 39

The gender of *Podarcis* and the virtues of stability, a reply to W. Böhme
E. N. Arnold 71

First records of *Bufo guttatus* from Bolivia with comments on *Bufo glaberrimus* (Amphibia: Bufonidae)
S. Lötters, I. De la Riva, S. Reichle & G. Soto 75

Revision of European *Pseudacteon* Coquillett (Diptera, Phoridae)
R. H. L. Disney 79

A preliminary checklist of the freshwater fishes of the River Dong Nai, South Vietnam
J. Freyhof, D. V. Serov & N. T. Nga 93

Notes on the mammal fauna of the southern part of the Republic of Mali, West Africa
H. Meinig 101

Ehemalige und aktuelle Verbreitung von Hausspitzmaus, *Crocidura russula* (Hermann, 1780), und Gartenspitzmaus, *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), in Bayern
R. Kraft 115

Wachstumsbedingte Proportionsveränderungen am Schädel des Bibers, *Castor fiber* L., 1758 (Rodentia, Castoridae)
S. Frahnert 131

A new species of *Calotes* from the Moluccas (Indonesia), with notes on the biogeography of the genus (Sauria: Agamidae)
J. Hallermann 155

Using microsattelite markers for genetic individualization of European wildcats (*Felis silvestris*) and domestic cats
A. Hille, O. Pelz, M. Trinzen, M. Schlegel & G. Peters 165

Helictopleurus neoamplicollis nom. nov. for *Helictopleurus amplicollis* (Harold) (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae: Oniticellini)
F.-T. Krell 177

Nachruf: Paul Leyhausen (1916–1998)
G. Peters 179

This journal is printed on acid-free paper.

QL
1
B72z
NH

w

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
JUL 2 5 2002
LIBRARIES

Band 50, Hefte 1–2, 2001 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Dr. Gustav Peters, Dr. Dieter Stüning, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 11,50 € je Heft bzw. 46,– € je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: JF.CARTHAUS, Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 1–14	Bonn, Dezember 2001

Redescription and species limits of *Microtus irani* Thomas, 1921, and description of a new social vole from Turkey (Mammalia: Arvicolinae)

Boris Kryštufek & Haluk Kefelioğlu

Abstract. The type series of *Microtus irani* morphologically differs from the social voles living in Iran and Turkey usually ascribed to this species. The true *M. irani* is characterised by the longer tail, more expanded zygomatic arches, narrow bullae, and a strong alveolar process with a short and heavy distal portion of the articular process. Due to the lack of karyological data from Iran, it is best to consider *M. irani* as an independent species, known only from its type locality. However, the social voles from central Anatolia with the diploid number 2n = 60 as described by Kefelioğlu & Kryštufek (1999) are morphologically very different from *M. irani*. These voles represent a new species, *Microtus anatolicus* sp. n., which amongst the social voles of Turkey is clearly characterised by its unique karyotype and skull peculiaritis, that is the enlarged bullae and broad braincase.

Key words. *Microtus irani*, *Microtus anatolicus* sp. n., taxonomy, Near East.

Introduction

Oldfield Thomas described and named *Microtus irani* in a report by Cheesman (1921) on a collection of mammals from Shiraz, Iran. The collection was made between 10 February and 16 December 1919 by Colonel Hutson and presented to the British Museum of Natural History in London. Thomas underlined the external resemblance of the new species to *Blanfordimys afghanus* (Thomas, 1912) and also its "normal" *Microtus* dentition and isolated geographic occurrence. Ellerman (1948), recognising three species of social voles, distinguished *M. irani* from *M. socialis* by its larger size and from *M. guentheri* by the greater bullae. Furthermore, in addition to the type locality, he also reported *M. irani* from Baghdad, Iraq. Ellerman & Morrison-Scott (1966) repeated Ellerman's three species solution in their taxonomic compilation of Palaearctic mammals. Although this scheme has survived into modern times (e.g. Musser & Carleton 1993), it has not been adopted generally. Thus, Lay (1967) in his review of Iranian mammals and Harrison & Bates (1991) in a similar work on those of Arabia, lumped all social voles under the name *M. socialis*. In contrast, Corbet (1984), who distinguished only between *M. guentheri* and *M. socialis*, synonymised *M. irani* with the latter.

Kock et al. (1972) reported *M. irani* from several localities in eastern Turkey (Alişam, Norşun, Akçakale, Ceylânpınar, Tatvan), Syria (Tell Abiad) and Iran (Bijar in Kurdistan) - their determinations being supported by examination of the type specimen. Additional records of *M. irani* from Turkey, Syria, Israel and Iran were by Morlok (1978), Kock & Nader (1983), Nadachowski et al. (1990), and Çolak et al. (1997). In addition, Kock et al. (1972) and Kock & Nader (1983) provided drawings of the skull and dentition, and Panteleyev et al. (1990) tentatively mapped the species' range.

Newly acquired evidence from Turkey and the Caucasus, supported by chromosomal data, suggests that the systematics of social voles are more complex than previously thought to be (Ahverdyan et al. 1991a, b, Çolak et al. 1997, Kefelioğlu & Kryštufek 1999). Recently, we collected social voles in eastern Anatolia, which cranially met the diagnostics provided by Kock et al. (1972) and Kock & Nader (1983) for *M. irani*, but possessed a *M. guentheri* karyotype (Kryštufek et al. in preparation). The redefinition of *M. irani* thus seems to be unavoidable in any attempt to resolve the taxonomy of the social voles of the Near East. This appears to be a difficult task, particularly as the karyotype of *M. irani* remains vague notably because of the absence of data from the type locality, but also as different authors have reported different chromosomal numbers for *M. irani*: 2n = 62, 54, 60-64, and 46 (Zima & Král 1984, Çolak et al. 1997).

This paper thus aims to redescribe the type series of *Microtus irani*. Furthermore, we compare its morphological properties with the rich material of *M.* cfr. *irani* (in the sense of Kock et al. 1972). Finally, the definition of the species limits of *M. irani* also enabled us to elucidate the position of a population from central Anatolia that has the diploid number of 2n = 60. We had previously described this population (Kefelioğlu & Kryštufek 1999), but hitherto hesitated to apply a specific name until the scope of *M. irani* had become better understood.

Material and Methods

We examined 4 specimens of *M. irani* (including the type) from the type series, 13 specimens of *M. anatolicus* sp. n. and rich comparative social vole material from Turkey, Lebanon, Syria, Israel, and Iran. Those specimens (n = 186), which met the diagnosis for *M. irani* of Kock et al. (1972), are hereafter referred to as *M.* cfr. *irani*. Kryštufek & Kefelioğlu (submitted) demonstrated that *M.* cfr. *irani* is distinct from *M. socialis*. The specimens examined and the locations of collections are listed in the Appendix.

External measurements were recorded from specimen tags. Their abbreviations recorded in mm are: H&B – head and body length; TL – tail length; HF – hind foot length. Where total length was recorded, tail length was subtracted to obtain the head and body length. Fourteen linear measurements from each adult skull were taken with a dial calliper accurate to the nearest 0.05 mm. The abbreviations used are: CbL – condylobasal length of skull; RoL – rostrum length; NcL – neurocranium length; DiL – diastema length; MxT – maxillary toothrow length; ZgB – zygomatic breadth; BcB1 – braincase breadth across bullae; BcB2 – braincase breadth across post-tympanic hook of the squamosal; IoC – interorbital constriction; BcH – braincase height incl. bullae; Bc – braincase height without bullae; RoH – height of rostrum at the anterior alveoli of the 1st upper molar; BuL – length of bullae; BuB – breadth of bullae.

The nomenclature of the enamel tooth pattern follows that of Van der Meulen (1973) and of the skull, Ognev (1963).

Results and Discussion

Redescription of *Microtus irani* Thomas, 1921

Thomas (in Cheesman 1921) examined 5 specimens, all from the type locality, however only 4 were available in the Natural History Museum (London) in October 1998. The type (20.5.20.9) was a skin and complete skull; of the three paratypes, one (20.5.20.8) was represented merely by a damaged skin, and the remainder (20.5.20.7 and – .10) were skins with broken skulls.

Type locality. – Thomas reported this as Bagh-i-Rezi, Shiraz, alt. 5,200', Fars Province, Iran.

External characteristics. – Thomas perceived the type series of *M. irani* to externally resemble *Blanfordimys afghanus*. The pelage is pale and sandy buff dorsally, whilst other social voles from Iran are generally darker. Also noticeable is the long tail, which appears relatively longer than in any other Iranian *M.* cfr. *irani* (Fig. 1).

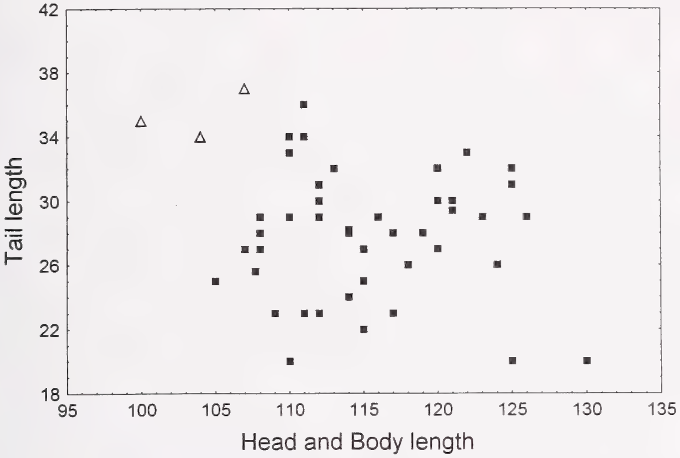


Fig. 1. Bivariate scatter plot of tail length against head and body length (in mm) for *Microtus irani* (triangles) and *M.* cfr. *irani* from Iran (squares).

Skull and dentition. – Although Thomas emphasised the large bullae of *M. irani*, this was not the case when the type was compared with *M.* cfr. *irani* from Iran. In fact, the bullae of two *M. irani* specimens are, in absolute numbers, of modest length (mean = 9.76 mm in *M.* cfr. *irani*; cf. Table 1) and slightly narrower than those seen in *M.* cfr. *irani*. This property became even more evident when the relative breadth of the bullae (expressed as a quotient with RoL as the denominator and multiplied by 100) was considered. Values of this ratio in two *M. irani* specimens are 36.7 and 38.7 %, respectively, as opposed to the range of 39.5–47.5 % in *M.* cfr. *irani*. The zygomatic arches are widely expanded forming 128.4 % of the braincase breadth (BcB1) in the type of *M. irani* (the range in the Iranian *M.* cfr. *irani* was 106.4–123.1 %). The incisive foramina are long in *M. irani* and reached posteriorly to the line connecting with the anterior margins of the alveoli of the first upper molars, whilst in *M.* cfr. *irani* the foramina are usually shorter (Fig. 2).

The alveolar process of the mandible is well pronounced and clearly visible in the caudal view, and part of the articular process distal to the alveolar process is short and heavy (Fig. 3). This, together with more projecting upper incisors than in *M.* cfr. *irani*, suggests the more fossorial habits of *M. irani*. The pronounced alveolar process is not size-related: in large *M. guentheri* from western Turkey and Europe it

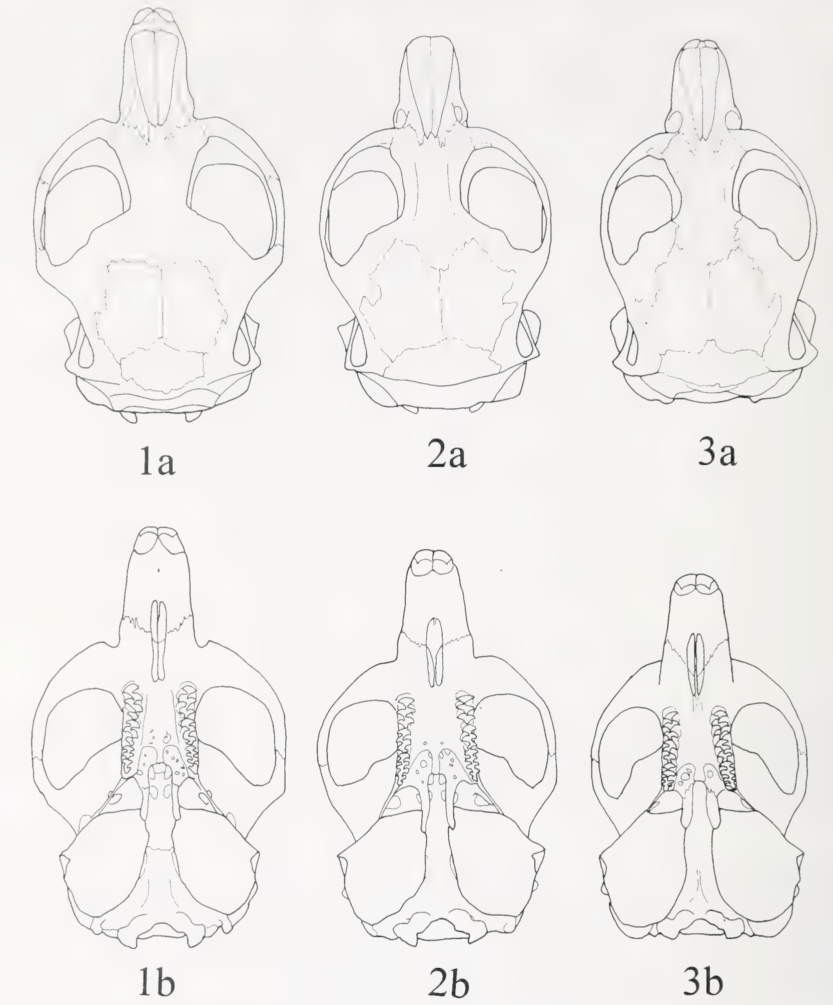
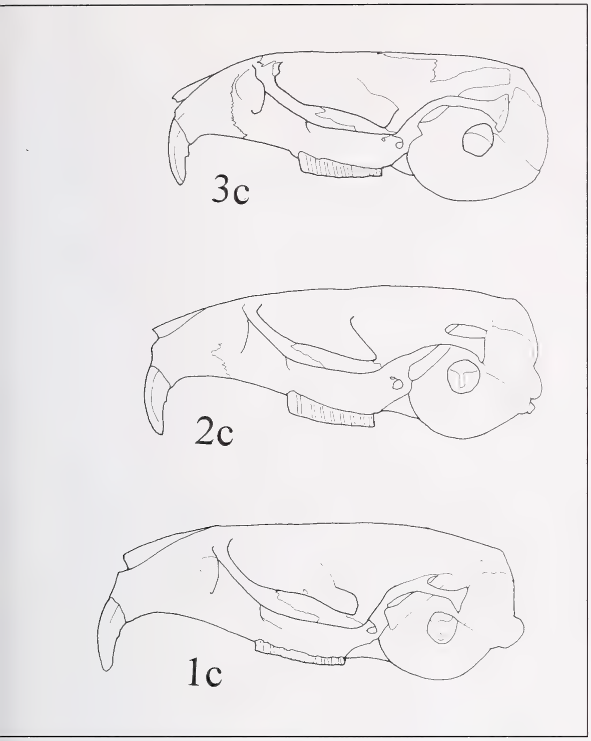


Fig. 2. Skulls of social voles in dorsal (a), ventral (b) and lateral view (c). 1 – *Microtus irani* (type specimen), 2 – *M.* cfr. *irani* (USNM 369,635; 23 km north-north east Khaneh, west Azerbaijan, Iran); 3 – *M. anatolicus* sp. n. (type specimen).

is barely visible. The alveolar process is also very small in *Microtus philistinus* Thomas, 1917 and *Microtus mustersi* Hinton, 1926 – suggesting that neither are likely to be synonymous with *M. irani* (Musser & Carleton 1993). A strong alveolar process is, however, not an exclusive property of *M. irani*, but was also observed in *M.* cfr. *irani* from Iran (Kangasar, Tehran) and from Turkey (SMF specimens from Muş and Alişam, both in the vicinity of Elazığ). Despite this, the alveolar process is



located more ventrally in *M.* cfr. *irani* with the distal-most portion of the articular process being longer and weaker (Fig. 3).

The first lower molar consists of five alternating triangles; triangles 6 and 7 are broadly confluent and connected to the anterior cap (Fig. 4). A similar pattern is also common among *M.* cfr. *irani*. The second upper molar has an additional postero-lingual loop in the type specimen, but its dentine field is connected with the field of the triangle anterior to it. The paratypes lack this loop which, however, was common among *M.* cfr. *irani* from Iran. In 7 geographic samples of *M.* cfr. *irani* the incidence of the accessory loop on the 2nd upper molar varied between 14.3 % (Tehran) and 100 % (western Azerbaijan) (median = 91.8 %).

Table 1: Measurements in mm of *Microtus irani* types series and range for *Microtus* cfr. *irani* from Iran (n = 45 – 56). For abbreviations see text.

	irani Type	*irani* Paratype	*irani* Paratype	*irani* Paratype	*M.* cfr. *irani* min – max
H&B	107	104	100		105 – 130
TL	37	34	35	39	20 – 36
HF	19	19	18	19	16 – 22
CbL	30.1				27.1 – 30.6
RoL	17.7	16.8	16.6		15.6 – 17.9
NcL	16.3				14.7 – 16.9
DiL	9.0	8.1	8.7		7.7 – 9.1
MxT	7.0	6.5	6.2		6.2 – 7.6
ZgB	18.1		16.5		15.5 – 18.1
BcB1	14.4				13.6 – 15.7
BcB2	14.2				13.0 – 15.5
IoC	4.0	4.1	4.5		3.7 – 4.6
BcH	10.8				9.8 – 11.6
Bc	8.5				7.5 – 8.9
RoH	8.3	7.6	7.8		7.3 – 8.9
BuL	9.5	9.6			8.8 – 10.6
Bub	6.5	6.5			6.6 – 7 7

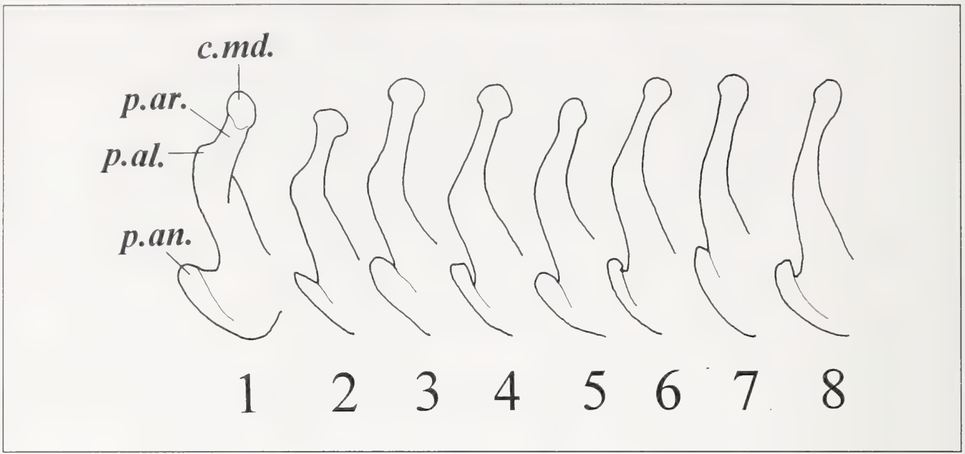


Fig. 3. Left mandibular ramus in caudal view. 1 – *M. irani* (type specimen); 2 – *M.* cfr. *irani* (SMF 53,706; Turkey, Muş); 3 – *M.* cfr. *irani* (SMF 47,576; Iran, Tehran, 18 km west of Karadj); 4 – *M.* cfr. *irani* (SMF 54,960; Israel, near Tel Aviv); 5 – *M.* cfr. *irani* (Lebanon, Mt. Sanine); 6 – *M.* cfr. *irani* (SMF 60,411; Syria, north of Lake Homs); 7 – *M.* cfr. *irani* (SMF 55,567; Israel, Ayanot); 8 – *M. anatolicus* sp. n. (type specimen). c.md. – mandibular head, p.ar. – articular process, p.al. – alveolar process, p.an. – angular process.

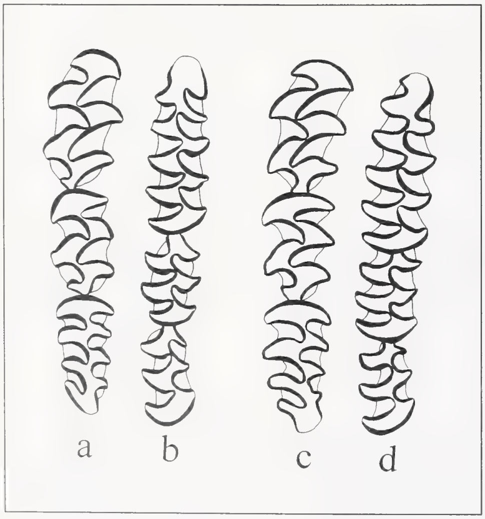


Fig. 4. Left upper (a, c) and right lower (b, d) molar tooth row in type specimens of *Microtus irani* (a, b) and *M. anatolicus* sp. n. (c, d).

Distribution. – Shiraz is located outside the known range of social voles – as already noticed by Thomas (in Cheesman 1921). Although our understanding of Iranian mammals has increased considerably since then (compare Lay 1967), a 500 km gap still separates Shiraz from the nearest known occurrence of *M.* cfr. *irani* at Alïgûdarz, Lurestan (Fig. 5).

In conclusion, the type series of *M. irani* morphologically differs from that of *M.* cfr. *irani* voles living in Iran and Turkey. The characteristics considered are a longer tail, more expanded zygomatic arches, narrow bullae, and a strong alveolar process with

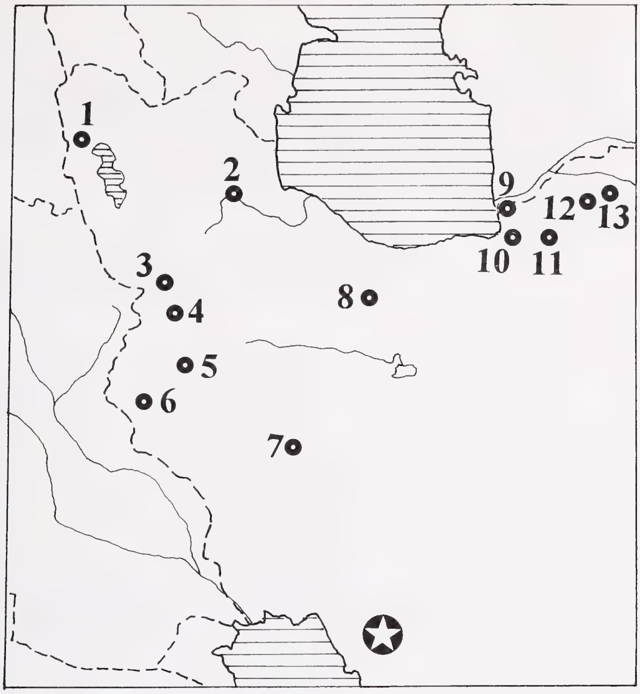


Fig. 5. Localities where *Microtus* cfr. *irani* was examined in Iran. Star denotes position of Shiraz, the type locality of *M. irani*. 1 – Western Azerbaijan, 23 km north-north-east Khaneh; 2 – Eastern Azerbaijan, 5 km south-east Mianeh; 3 – Kurdistan, 1.5 km south of Divandarreh; 4 – Kurdistan, vicinity of Sanadaj; 5 – Kangavar; 6 – Lurestan, 1.5 km north-west of Ilam; 7 – Lurestan, Alïgûdarz; 8 - Tehran, 18 km west of Karadj; Qazvin, 15 km south of Karadj; 9 – Gorgan, Pahlavi Dezh; 10 – Khorassan, 25 km east of Gorgan; 11 – Khorassan, Dergematie; 12 – Khorassan, vicinity of Dasht; Gowadoh. 13 – Khorassan, 3 km south of Kaur.

a short and heavy distal portion on the articular process in *M. irani*. Lacking karyological data from Iran, it is best to consider *M. irani* as an independent species, known solely from its type locality.

The identity of *Microtus* "*socialis*" 2n = 60

Microtus "*socialis*" 2n = 60 was described by Kefelioğlu & Kryštufek (1999). Their description was based on 13 specimens, all collected from a single locality in the vicinity of Konya, Turkey. Because the diploid number of 2n = 60 had already been reported for *M. irani* (Zima & Král 1984), we hesitated to apply a specific name until the scope of *M. irani* had become better understood. It is now evident that the Konya voles are morphologically very different from true *M. irani*. Furthermore, they also differ, both karyologically and morphologically, from other Turkish social voles, and thus deserve to be recognised as a new species.

Microtus anatolicus sp. n.

Holotype. – An adult male, held in the Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn. ZFMK 99.926 (OMUS 721), skin (with no tail) and skull, obtained 20 July 1993 by H. Kefelioğlu.

Type locality. – Turkey, Konya, Cihanbeyli, Yapalı köyü.

Diagnosis. – Bullae very large (BuL > 35 % of CbL; in other social voles from Anatolia BuL < 35 % of CbL). Mastoid portion of bullae protrudes caudally (Fig. 2). Diploid number of chromosomes 2n = 60, NFa = 60; for details on chromosomes see Kefelioğlu & Kryštufek (1999).

Etymology. – Anatolia (Anadolu) is the name for Asiatic Turkey.

Description. – A medium-sized and short-tailed social vole. Pelage soft, back pale yellowish brown to greyish brown, belly whitish with greyish or yellowish shades; no demarcation line on flanks. Tail uniformly greyish brown, paws whitish. Skull robust and deep; supraorbital ridges present but separated and not forming a sagittal crest. Median carina usually low and broad, never high and sharp. Alveolar process of the mandible weak, not pronounced (Fig. 3). First lower molar with five closed alternating triangles; triangles 6 and 7 broadly confluent with dental fields integrated into the anterior cup. An additional postero-lingual triangle as seen in the type specimen of *M. anatolicus* sp. n. (Fig. 4) is exceptional in this species; but the dental field was not closed in any specimen. Third upper molar with three (n = 7) or four re-entrant angles (n = 6) on its lingual side. For measurements see Table 2. A photograph of a skin and skull of the new species was published by Kefelioğlu & Kryštufek (1999) who compared it with the remaining Turkish social voles by Discriminant Function Analysis.

Table 2: Measurements of *Microtus anatolicus* sp. n. type series. For abbreviations see text.

	Type ZFMK 99.926	*OMUS 713*	*OMUS 716*	*OMUS 717*	*OMUS 719*	*OMUS 720*	*OMUS 722*
H&B	119	117	113	115	109	117	125
TL	25	25	34	28	25	33	34
HF	21	20	22	23	19	22	22
CbL	28.1	27.3	28.7	27.2	27.55	27.3	29.2
RoL	16.7	15.1	16.6	15.7	16.0	15.6	16.85
NcL	16.3	16.15	16.8	15.8	15.7	15.4	16.1
DiL	8.25	7.8	8.5	8.0	8.25	8.3	8.8
MxT	6.65	6.35	6.6	6.1	6.4	6.0	6.95
ZgB	16.3	15.6	16.7	15.5	16.0	15.8	17.7
BcB1	15.7	15.0	15.1	13.9	14.9	13.9	15.4
BcB2	15.25	14.4	14.6	13.6	14.55	14.0	14.85
IoC	3.75	4.0	4.0	3.8	4.15	3.7	3.8
BcH	11.3	11.45	11.2	10.5	11.55	10.8	11.0
Bc	8.65	8.8	8.2	8.0	8.4	8.1	8.5
RoH	8.2	7.8	8.1	7.7	7.85	7.8	8.2
BuL	10.5	9.8	10.5	9.7	9.6	9.8	10.2
BuB	7.85	7.5	7.6	7.1	7.5	7.4	7.75

Comparisons. – For details on chromosomal differences between the new species and the three other social voles from Turkey (*M. guentheri*, *M. socialis*, *M. dogramaci*) see Kefelioğlu & Kryštufek (1999). The new species closely resembles *M. socialis* karyologically. The two share the same fundamental number of autosomes, but differ in diploid number: 2n = 62 in *M. socialis* and 60 in *M. anatolicus* sp. n.. The single small metacentric in *M. anatolicus* sp. n. possibly resulted from a fusion of two small acrocentrics (Matthey 1973). However, categorical cranial differences provide strong evidence against restricting the new species to a merely Robertsonian population of *M. socialis*.

Microtus guentheri (Danford & Alston, 1880) of western Anatolia is larger with a more robust skull but with shorter bullae and a narrower braincase (Fig. 6). Moreover, all *M. guentheri* we have examined so far were brown, whilst the new species is greyish. The exact scope of *M. guentheri* in eastern Anatolia and possibly in adjacent parts of Iran is far from clear. The topotypes of *M. guentheri shevketi* Neuhäuser, 1936 have a *guentheri* karyotype (Kefelioğlu & Kryštufek 1999) and *Microtus philistinus* morphologically fits *M. guentheri* of western Anatolia (Fig. 6). The few specimens in our possession from eastern Anatolia with *M. guentheri* karyotype are smaller and with longer bullae compared to *M. guentheri* from western Anatolia, but not differing cranially from *M.* cfr. *irani*. The latter differed from the new species by relatively smaller bullae, a narrower braincase (Fig. 7) and, judging from the Anatolian samples, also by karyotype.

Microtus irani is characterised by a longer tail, more projecting upper incisors, relatively shorter bullae and a narrower braincase. Bullae breadth (BuB) attained 36.7% of rostrum length (RoL) in *M. irani*, but > 45% in *M. anatolicus* sp. n. Similarly, the braincase breadth (BcB2) was 80.2% of rostrum length in *M. irani*, but > 86% in the new species.

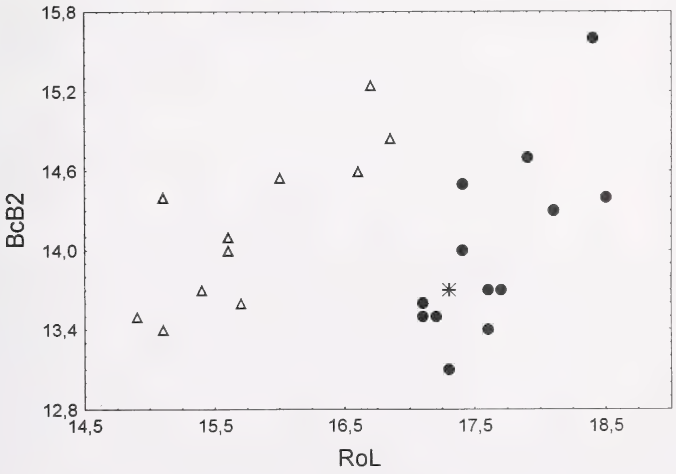


Fig. 6. Bivariate scatter plot of braincase breadth across bullae (BcB2) against length of rostrum (RoL) (in mm) for *Microtus anatolicus* sp. n. (triangles), *M. guentheri* from west Anatolia (dots) and the type of *Microtus philistinus* (star).

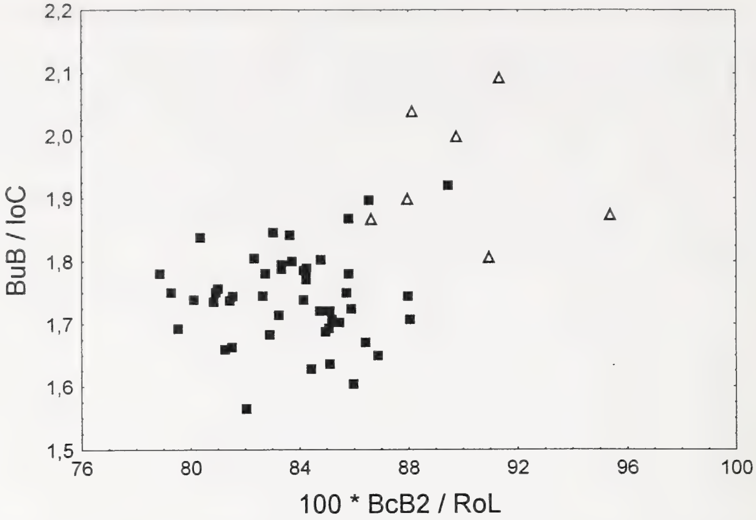


Fig. 7. Bivariate scatter plot of two ratios for *Microtus anatolicus* sp. n. (triangles) and *Microtus* cfr. *irani* (squares). See text for explanation of variable identities.

Microtus dogramaci Kefelioğlu & Kryštufek, 1999 closely resembles the new species but is smaller, with shorter bullae and a shallower skull, particularly across the rostrum (Fig. 8). The overlap seen in Fig. 8 was due to subadults of the new species, while fully adult specimens clearly differ from adult *M. dogramaci*.

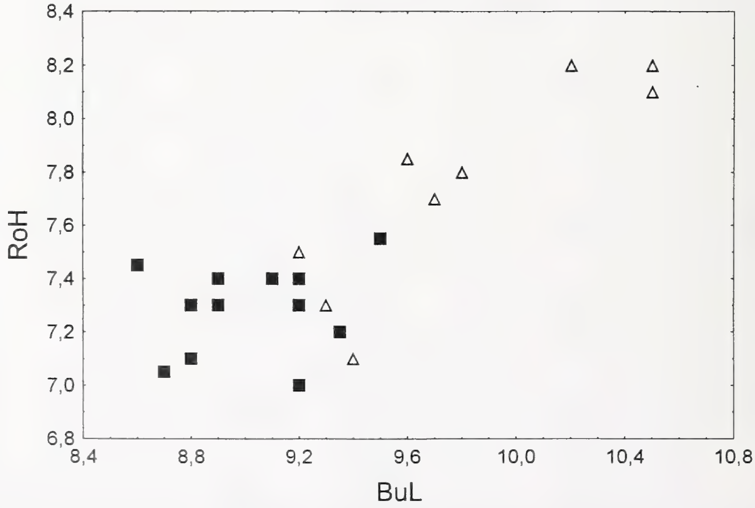


Fig. 8. Bivariate scatter plot of height of rostrum (RoH) against length of bullae (BuL) (in mm) for *Microtus anatolicus* sp. n. (triangles) and *M. dogramaci* (squares).

Microtus socialis (Pallas, 1773) is the smallest vole in the Near East, and also has the shallowest skull (Figs. 9, 10). Adults of the two species clearly differ, but subadults of *M. anatolicus* sp. n. overlap marginally with the largest specimens of *M. socialis*.

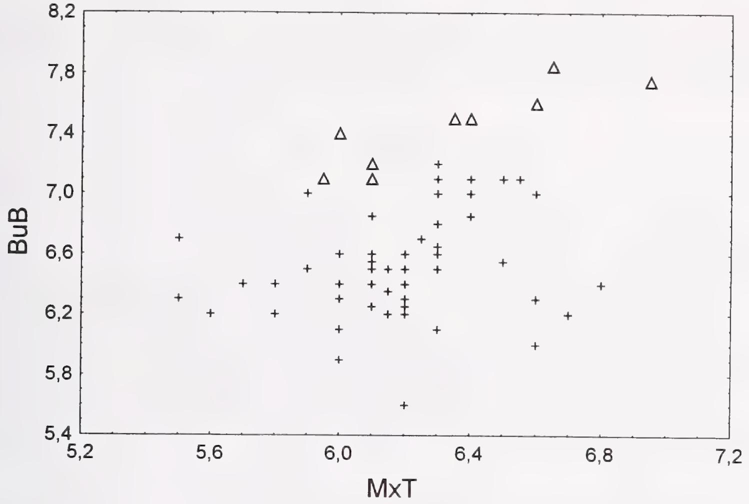


Fig. 9. Bivariate scatter plot of bullae breadth (BuB) against maxillary tooth-row length (MxT) (in mm) for *Microtus anatolicus* sp. n. (triangles) and *M. socialis* (crosses).

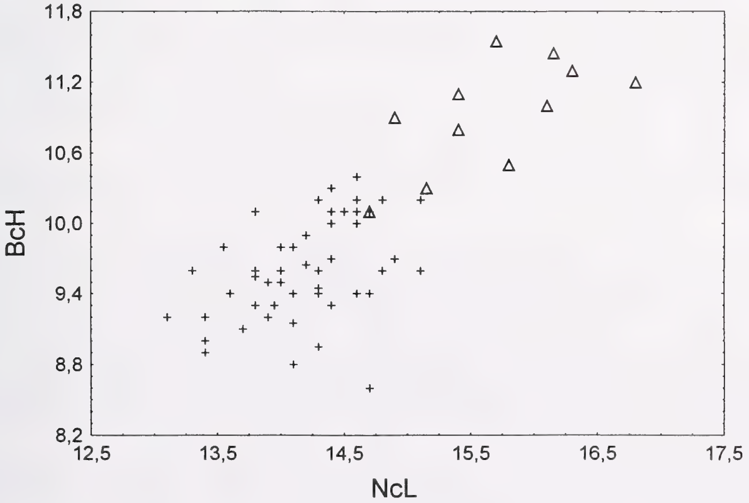


Fig. 10. Bivariate scatter plot of braincase height (BcH) against length of neurocranium (NcL) (in mm) for *Microtus anatolicus* sp. n. (triangles) and *M. socialis* from the Near East (crosses).

Acknowledgements

We thank curators who made possible access to specimens under their responsibility (in alphabetic order): L. Gordon (Washington D.C.), P. Jenkins (London), W. Stanley (Chicago), and G. Storch (Frankfurt). Appreciation is extended to K. Bauer (Vienna) for help with some references – particularly the original description of *Microtus irani*, and to D. Kock (Frankfurt) for stimulating discussions and advice. An anonymous referee provided valuable comments on an earlier draft.

A visit to the American collections by B.K. was made possible through funding by the Slovenian Science Foundation; the study was also sponsored by the Ministry of Science and Technology, Republic of Slovenia (grant J1-7409-0614 to B.K.).

Zusammenfassung

Die Typenserie von *Microtus irani* unterscheidet sich morphologisch von den soziallebenden Wühlmäusen aus dem Iran und der Türkei, die aber bisher dieser Art zugerechnet wurden. Unterscheidungsmerkmale sind ein längerer Schwanz, ausladendere Jochbögen, schmalere Bullae und ein ausgeprägter Alveolar-Fortsatz mit einem kurzen und massiven distalen Teil des Gelenkfortsatzs (processus articularis) in echten *Microtus irani*. Solange keine karyologischen Werte aus dem Iran vorliegen, sollte *M. irani* als eigenständige Art betrachtet werden, die nur aus der Typuslokalität bekannt ist. Allerdings unterscheiden sich die sozialen Wühlmäuse aus Zentral-Anatolien mit dem diploiden Chrosmosomensatz 2n = 60, wie sie von Kefelioğlu & Kryštufek (1999) beschrieben werden, morphologisch stark von *M. irani*. Diese Wühlmäuse stellen eine neue Art dar, *Microtus anatolicus* sp. n., die sich von sozialen Wühlmäusen der Türkei durch deutlich vergrößerte Bullae abhebt.

References

Ahverdyan, M. R., N. N. Vorontsov & E. A. Lyapunova (1991a): The species independence of Schidlovskii's vole – *Microtus schidlovskii*, Argyropulo 1933 (Rodentia, Cricetidae) from western Armenia. – Biol. Z. Armenii 4: 260–265. [In Russian with English summary; title translated by B.K.].

Ahverdyan, M. R., N. N. Vorontsov & E. A. Lyapunova (1991b): Schidlovskii's vole *Microtus schidlovskii*, Argyropulo 1933 (Rodentia, Cricetidae) is an independent species of Armenian fauna. – Biol. Z. Armenii 4: 266–271. [In Russian with English summary; title translated by B.K.].

Cheesman, R. E. (1921): Report on a collection of mammals made by Col. J. E. B. Hotson in Shiraz, Persia. – J. Bombay nat. Hist. Soc. 27(3): 573-581.

Çolak, E., N. Yiğit, M. Sözen & Ö. Özkurt (1997): Distribution and taxonomic status of the genus *Microtus* (Mammalia: Rodentia) in southeastern Turkey. – Israel J. Zool. 43: 391–396.

Corbet, G. B. (1984): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. Supplement. British Museum (Natural History) & Cornell Univ. Press, London.

Ellerman, J. R. (1948): Key to the rodents of South-West Asia. – Proc. Zool. Soc. Lond. 118: 765–816.

Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. 2nd edition. British Museum (Natural History), London.

Genoways, H. H. & D. A. Schlitter (1981): Collections of recent mammals of the World, exclusive of Canada and the United States. – Ann. Carneg. Mus. nat. Hist. 50: 47–80.

Hafner, M. S., W. L. Gannon, J. Salazar-Bravo & S. T. Alvarez-Castaneda (1997): Mammal collections in the Western hemisphere. A survey and directory of existing collections. Allen Press, Lawrence, Kansas.

Harrison, D. L. & P. J. J. Bates (1991): The mammals of Arabia. 2nd edition. Harrison Zoological Museum, Sevenoaks.

Kefelioğlu, H. & B. Kryštufek (1999): The taxonomy of *Microtus socialis* group (Rodentia: Microtinae) in Turkey, with the description of a new species. – J. nat. Hist. 33: 289–303.

Kryštufek, B. & Kefelioğlu, H.: Social vole *Microtus socialis* in the Near East (submitted).

Kock, D., F. Malec & G. Storch (1972): Rezente und subfossile Kleinsäuger aus dem Vilayet Elazig, Ostanatolien. – Z. Säugetierk. 37: 204–229.

Kock, D. & I. A. Nader (1983): Pygmy shrew and rodents from the Near East (Mammalia: Soricidae, Rodentia). – Senckenbergiana biol. 64: 13–23.

Lay, D. M. (1967): A study of the mammals of Iran resulting from the Street expedition of 1962–63. – Fieldiana: Zoology 54: 1–282.

Matthey, R. (1973): The chromosome formulae of eutherian mammals. – In: A. B. Chiarelli & E. Capanna (eds.): Cytotaxonomy and vertebrate evolution. Academic Press, London, pp. 531–616.

Morlok, W. F. (1978): Nagetiere aus der Türkei (Mammalia: Rodentia). – Senckenbergiana biol. 59: 155–162.

Musser, G. G. & M. D. Carleton (1993): Family Muridae. – In: Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference. 2nd edition. D. E. Wilson & D. M. Reeder (eds.): Smithsonian Institution Press, Washington, pp.: 501–755.

Nadachowski, A., J. Śmiełowski, B. Rzebik-Kowalska & A. Daoud (1990): Mammals from the Near East in Polish collections. – Acta zool. cracov. 33: 91–120.

Ognev, S. I. (1963): Mammals of the U.S.S.R. and adjacent countries. Vol. VI: Rodents. – Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.

Panteleyev, P. A., A. N. Terekhina & A. A. Varshavsky (1990): Ecogeographic variation in rodents. Nauka, Moscow.

Van der Meulen, A. J. (1973): Middle Pleistocene smaller mammals from the Monte Peglia (Orvieto, Italy) with special reference to the phylogeny of *Microtus*. – Quaternaria 17: 1–144.

Zima, J. & B. Král (1984): Karyotypes of European mammals II. – Acta Sc. Nat. Brno 18(8): 1–62.

Boris Kryštufek, Slovenian Museum of Natural History, P.O. Box 290, SI-1001 Ljubljana, Slovenia. E-mail: boris.krystufek@uni-lj.si. – Haluk Kefelioğlu, Department of Biology, Ondokuz Mayıs University, 55139 Kurupelit, Samsun, Turkey. E-mail: halukefe@samsun.omu.edu.tr

Appendix: List of specimens examined

Information concerning *Microtus socialis* is summarised by Kryštufek & Kefelioğlu (submitted); a list of *M. guentheri* will be provided elsewhere (Kryštufek et al. in preparation). The collection's acronyms follow Genoways & Schlitter (1981) and Hafner et al. (1997). AMNH – American Museum of Natural History, New York, USA; BMNH – Natural History Museum London, UK; FMNH – The Field Museum, Chicago, USA; OMUS – Ondokuz Mayıs University, Samsun, Turkey; SMF – Forschungsinstitut und Natur-Museum Senckenberg, Frankfurt, Germany; USNM – United States National Museum of Natural History, Washington D.C., USA; ZFMK – Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Germany.

Microtus irani (type series). – Iran, Shiraz (BMNH n = 4). – *Microtus anatolicus* sp. n. (type series). – Turkey, Konya, Cihanbeyli, Yapalı köyü (OMUS n = 12, ZFMK n = 1). – *Microtus* cfr. *irani*. – Turkey: 50 km west Muş (SMF n = 2); Elazıg, Alişam (SMF = 1). Lebanon: south slope of Mt. Sanine, 2000 m (SMF n = 2). Syria: north of dam on Lake Homs, Orontes (SMF n = 1). Israel: Tel Aviv, Givat Brenner (SMF n = 3); Ayanot, Ramla (SMF n = 4). Iran: Western Azerbaijan, 23 km north-north-east Khaneh (USNM n = 25); Eastern Azerbaijan, 5 km south-east Mianeh (USNM n = 6); Kurdistan, 1.5 km south of Divandarreh (FMNH n = 3); Kurdistan, vicinity of Sanadaj (USNM n = 39); Kangavar (BMNH n = 1); Lurestan, 1.5 km north-west of Ilam (FMNH n = 12); Lurestan, Alïgûdarz (FMNH n = 3); Tehran, 18 km west of Karadj (SMF n = 4); Qazvin, 15 km south of Karadj (FMNH n = 3); Gorgan, Pahlavi Dezh (SMF n = 4); Khorassan, 25 km east Gorgan (USNM n = 2); Khorassan, Dergematie (AMNH n = 6); Khorassan, vicinity of Dasht (USNM n = 54, FMNH n = 5, AMNH n = 2); Khorassan, Gowadoh (AMNH n = 1); Khorassan, 3 km south of Kaur (FMNH n = 3). – *Microtus dogramaci* (type series). – Turkey: Konya, Cihanbeyli (OMUS n = 12); Amasya, Sulova, Boyali köyü (OMUS n = 14). – *Microtus philistinus* (the type). – Israel, Jaffa, Ekron (BMNH n = 1). – *Microtus mustersi* (the type). – Libya, Cyrenaica, Merg (BMNH n = 1).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 15–26	Bonn, Dezember 2001

Taxonomy of the *Myotis frater* species group (Vespertilionidae, Chiroptera)

Katerina Tsytsulina & Petr P. Strelkov

Abstract. Four subspecies are currently recognised within *Myotis frater* s. l. According to our investigation, *M. bucharensis* is to be considered as a valid species. *M. f. longicaudatus* is represented by two geographically isolated and morphologically distinct forms, one inhabiting the Far East (the type area for *M. f. longicaudatus*) and the other the Krasnoyarsk region in Middle Sibiria (*M. f. eniseensis* ssp. nov.).

Key words. *Myotis frater*, taxonomy, new subspecies, East Asia.

Introduction

There are some species groups in *Myotis*, which include taxonomically uncertain forms; one of them is the *Myotis frater* group. Usually these bats can be distinguished from others by highest brain case and great reduction (down to absence) and displacement of the third upper premolar (P3) from the tooth row. However, the last character may also belong to other species groups, e.g. *Myotis mystacinus*.

The Asian longtailed bat – *Myotis frater* – used to be placed into the *Selysius* subgenus, the generally accepted features of which are small feet (less than 50% of tibia), plagiopatagium attached to the base of metatarsus of the first toe, calcar usually possessing a lobe, low rostrum, abruptly rising frontal part of the skull, and usually absent protoconules. Wallin (1969) pointed out that *Myotis frater* should be regarded as a *Selysius* form, though the combination of high, inflated brain case, long tail and tibia and sharp indentation in the posterior border of tragus make it easily distinguishable among other *Selysius* species. A high brain case is also typical of the *Selysius* member *Myotis siligorensis*, which differs from the examined species by smaller body size, not inflated occipit and other details (Hill 1962; Wallin 1969). One of the most principal features of *M. frater*, besides all the above-mentioned ones, is the third upper premolar displaced outside the tooth row. The subspecies rank forms are generally united into *M. frater* on account of this sign, along with inflated brain case.

Four subspecies are currently recognised within *Myotis frater* s.l.: *M. f. frater* Allen, 1923; *M. f. kaguyae* Imaizumi, 1956; *M. f. longicaudatus* Ognev, 1927; *M. f. bucharensis* Kuzyakin, 1950 (Corbet 1978; Koopman 1993, Koopman 1994). Two of them, *M. f. frater* and *M. f. kaguyae,* are Far-East residents (SE China and Japan, respectively), and the other two, *M. f. longicaudatus* and *M. f. bucharensis*, inhabit the former USSR territory. The first one is distributed all over Russian Far East and Middle Siberia (Krasnoyarsk region, Altai), while only two localities were reported for the second one: Aiwadj (SW Tadzhikistan - terra typica) and Samarkand (Uzbekistan) (Fig. 1). All these forms are quite rare, but *M. f. kaguyae* used to be found more frequently.

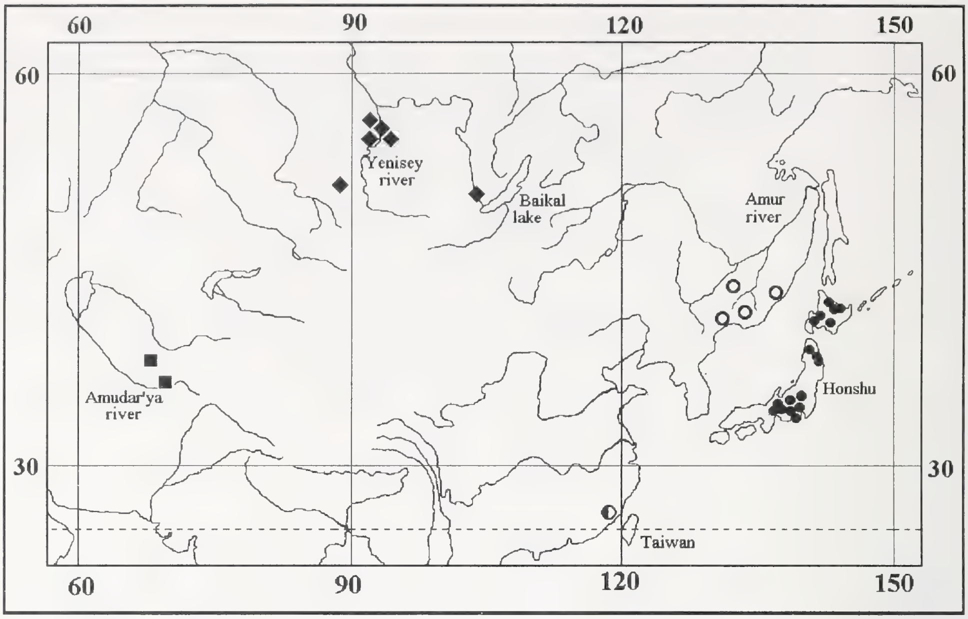


Fig. 1. Distribution of the examined forms. ■ = *M. bucharensis*, ◐ = *M. frater frater*, ○ = *M. frater longicaudatus*, ● = *M. frater kaguyae*, ◆ = *M. frater eniseensis* ssp. nov.

Materials and Methods

50 adult specimens of *M. frater* s.l. (males and females) have been investigated: 25 alcohol specimens, 9 dry skins and 39 extracted skulls. All measurements were taken with help of electronic calipers.

Abbreviations given in Table 1: External measurements: body length (L), tail length (C), ear length (A), tibia length (Tib), foot length (including claws) (Tars), forearm (Ant), metacarpals (MC) and phalanges of third to fifth digits (f1-3). All wing measurements have been taken from the right wing.

Table 2: Cranial measurements: condylobasal length (CBL), condylocanine length (CCL), width of skull on the level of auditory bullae (W), width of braincase (BCW), height of braincase posteriorly to auditory bullae (BCH), interorbital constriction (IOW), rostral width on the level of preorbital foramens (WR), rostral length from preorbital foramen to alveola of inner incisor (LR), C-M3 length (CM3), length of upper canine cingulum base (LC), width of upper canine cingulum base (WC), length of pseudodiastema (PD), molariform row length (P4M3), width of M3 (WM3), length of M3 (LM3), width between outer margins of upper canines (CC), width between outer margins of M3 (M3M3), lower jaw length from alveole of i1 to articulated process (LMD), lower jaw height to the tip of coronoid process (HMD), length of mandibular tooth row (mCM3).

Specimens taken into analysis, are deposited in the Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg (RAS), Zoological Museum of Moscow State University, Zoological Museum of Irkutsk State University (Irkutsk), Biology & Soil Sciences Institute (Siberian department of Russian Academy of Sciences, Vladivostok) and the American Museum of Natural History (New York).

Table 1. External measurements of the examined forms (all measurements in mm).

	Myotis bucharensis					*Myotis frater longicaudatus*					*Myotis frater kaguyae*					*Myotis frater eniseenis*				
	n	min	max	Mean	SD	n	min	max	Mean	SD	n	min	max	Mean	SD	n	min	max	Mean	SD
L	9	46.00	51.00	48.65	1.66	15	43.00	46.00	44.50	1.11	2	48.00	49.00	48.50	.71	4	49.00	53.00	50.67	2.08
C	9	46.00	55.00	49.48	2.68	19	38.00	50.00	44.73	2.92	2	44.00	45.00	44.50	.71	5	48.00	49.00	48.50	.71
A	9	11.30	14.00	12.95	.82	19	9.50	12.50	10.82	.95	2	11.80	12.60	12.20	.57	4	13.00	16.00	14.50	.75
Tib	9	19.00	22.00	20.33	1.06	19	17.70	20.50	18.94	.77	2	17.00	17.30	17.15	.21	6	18.00	19.50	18.88	.75
Tars	8	7.80	9.20	8.40	.58	19	6.00	8.80	7.46	.61	2	7.25	7.40	7.33	.11	6	7.70	8.50	8.07	.40
Ant	10	38.00	43.00	41.36	1.32	20	34.80	40.00	37.90	1.21	2	38.60	39.22	38.91	.44	4	39.00	40.50	39.60	.65
3Mc	7	37.37	39.10	38.57	.58	16	32.00	36.82	35.04	1.39	2	34.94	36.50	35.72	1.10	5	35.39	37.72	36.35	.97
4Mc	7	35.75	37.66	36.99	.66	16	31.04	35.95	33.60	1.39	2	33.73	35.96	34.84	1.58	5	33.62	35.94	34.96	.96
5Mc	7	34.69	36.69	35.62	.66	16	30.10	35.72	33.21	1.41	2	33.59	34.73	34.16	.80	5	32.65	34.60	33.56	.92
3f1	6	11.00	12.40	11.65	.65	15	10.70	12.50	11.40	.58	2	11.20	11.70	11.45	.35	4	10.78	12.60	11.99	.84
3f2	6	13.20	15.00	13.82	.65	15	11.40	13.10	12.29	.53	2	11.30	12.66	11.98	.96	5	11.79	12.90	12.43	.41
3f3	6	6.00	6.60	6.38	.32	14	4.90	6.40	5.34	.48	2	6.47	7.10	6.79	.44	5	5.90	7.10	6.40	.44
4f1	6	8.00	10.00	8.83	.73	15	8.10	9.30	8.86	.41	2	8.70	9.04	8.87	.24	5	8.91	9.60	9.28	.28
4f2	6	9.60	11.00	10.43	.51	15	5.50	9.60	8.59	.99	2	10.40	11.64	11.02	.87	5	9.05	11.00	10.02	.96
5f1	6	8.60	9.50	9.00	.41	15	8.10	9.50	8.77	.48	2	8.70	8.74	8.72	.03	5	8.36	9.70	9.03	.57
5f2	6	7.90	10.30	9.00	1.00	15	6.10	8.00	7.06	.47	2	8.50	8.56	8.53	.04	5	7.03	9.90	9.04	1.17

Table 2. Cranial measurements of the examined forms (all measurements in mm).

	Myotis bucharensis					*Myotis frater longicaudatus*					*Myotis frater kaguyae*					*Myotis frater eniseenis*				
	n	min	max	Mean	SD	n	min	max	Mean	SD	n	min	max	Mean	SD	n	min	max	Mean	SD
CBL	10	13.90	14.60	14.25	.23	24	12.90	13.60	13.25	.25	2	13.14	13.26	13.20	.08	8	13.50	14.01	13.72	.16
CCL	9	13.17	13.62	13.40	.21	19	12.18	12.84	12.51	.19	2	12.36	12.53	12.44	.12	4	12.70	13.17	12.91	.20
W	10	7.70	8.20	7.95	.16	20	7.30	8.00	7.61	.23	2	7.53	7.76	7.65	.16	6	7.56	8.20	7.79	.22
BCW	8	7.20	7.70	7.52	.16	19	6.86	7.31	7.12	.14	2	6.94	7.31	7.13	.26	7	7.30	7.64	7.46	.13
BCH	7	5.48	6.12	5.89	.29	15	5.39	5.74	5.56	.13	2	5.58	5.67	5.63	.06	7	5.45	5.90	5.70	.15
IOW	10	3.90	4.80	4.25	.27	23	3.60	4.30	3.99	.20	2	3.89	4.21	4.05	.22	8	4.04	4.40	4.17	.14
WR	7	4.21	4.47	4.34	.12	17	3.66	4.51	4.25	.25	2	4.22	4.36	4.29	.10	8	4.19	4.97	4.46	.25
LR	7	3.07	3.15	3.11	.11	15	3.05	3.19	3.11	.05	2	2.90	3.05	2.98	.10	6	3.03	3.40	3.25	.14
CM3	10	5.30	5.60	5.44	.11	19	5.00	5.40	5.15	.14	2	5.06	5.08	5.07	.01	4	5.24	5.45	5.34	.09
LC	4	.95	.96	.96	.01	18	.81	.92	.87	.04	2	.89	.94	.92	.04	4	.82	.95	.91	.06
WC	4	.70	.73	.72	.01	18	.65	.75	.71	.03	2	.63	.69	.66	.04	4	.70	.80	.76	.05
PD	4	.30	.43	.35	.06	18	.33	.56	.45	.08	2	.41	.60	.51	.13	4	.37	.58	.47	.09
P4M3	10	4.23	4.52	4.37	.10	19	3.76	3.98	3.88	.07	2	3.52	3.78	3.65	.18	8	3.66	4.08	3.92	.12
WM3	4	1.52	1.58	1.55	.03	15	1.33	1.54	1.41	.06	2	1.36	1.46	1.41	.07	8	1.44	1.49	1.47	.02
LM3	4	.71	.78	.74	.03	14	.64	.72	.69	.03	2	.65	.72	.69	.05	8	.71	.75	.73	.02
CC	6	4.00	4.40	4.16	.16	15	3.70	5.20	4.06	.40	2	4.02	4.06	4.04	.03	4	4.00	4.20	4.13	.10
M3M3	4	6.00	6.72	6.27	.25	18	5.60	6.00	5.84	.16	2	5.70	5.75	5.73	.04	7	5.63	5.90	5.76	.10
LMD	6	10.30	11.30	10.83	.37	17	9.70	10.60	10.11	.26	2	9.98	10.13	10.01	.17	3	10.17	10.63	10.41	.23
HMD	5	3.44	3.80	3.63	.18	13	3.34	3.81	3.55	.14	2	3.50	3.66	3.58	.11	3	3.15	3.70	3.41	.28
mCM3	6	6.00	6.20	6.05	.08	20	5.20	6.00	5.56	.26	2	5.20	5.40	5.30	.14	3	5.27	5.57	5.40	.16

Results

Myotis frater in traditional conception is a complex species and should be divided into several distinct forms, characterised by morphological and ecological characteristics and some peculiarities of their distribution. A detailed diagnosis is presented below for all the above-mentioned forms.

Myotis frater Allen, 1923

Holotype. Adult male, No. 48039, American Museum of Natural History, from Yenping, Fukien Province, China. August 10, 1920. Collected by H.R.Caldwell.

Diagnosis. Colour is not evident in the alcohol specimens, but is doubtless dark reddish brown (Allen 1923). Tail is long, about 50% of the total length; ears are short, barely reaching the muzzle when laid forward, tragus is longer than half of the pinna length. Membrane is attached to the base of the outer toe. Skull has short, upturned rostrum, elevated towards forehead (in profile) and slightly inflated brain case (Fig. 2). The upper canines are rounded on cingulum level, and bear two deep grooves on their lingual sides, and one strongly pronounced groove on back-labial sides of upper canines (Fig. 3). The third upper premolar (P3) is quite displaced inward from the tooth row. A metaloph is present on M1 and M2, but no protoconules.

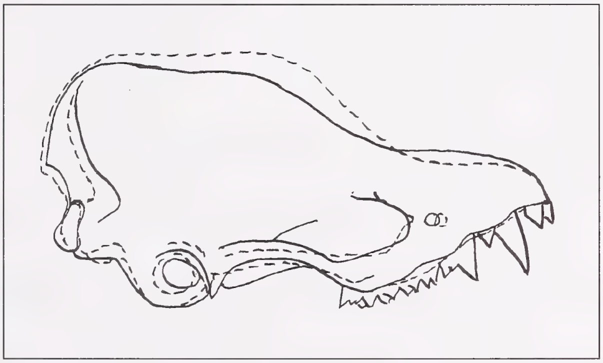


Fig. 2. Two types of the skull profile. Solid line: *Myotis bucharensis* and *M. f. eniseensis* ssp. nov.; dashed line: *M. f. frater, M. f. longicaudatus, M. f. kaguyae.*

The species includes 3 subspecies up to now: *M. f. frater* Allen, 1923; *M. f. longicaudatus* Ognev, 1927; *M. f. kaguyae* Imaizumi, 1961.

Ellerman & Morrison-Scott (1951) include *M. f. longicaudatus* into *M. frater*, based on similarity of measurements, which had been published earlier. Wallin (1969) considered it to be well correlated in all characters with *M. f. frater* and regarded them as synonyms.

In 1956 Imaizumi described *M. kaguyae* as a distinct species, which was reduced to *M. f. kaguyae* (Imaizumi 1961) later. Imaizumi primarily compared this form with

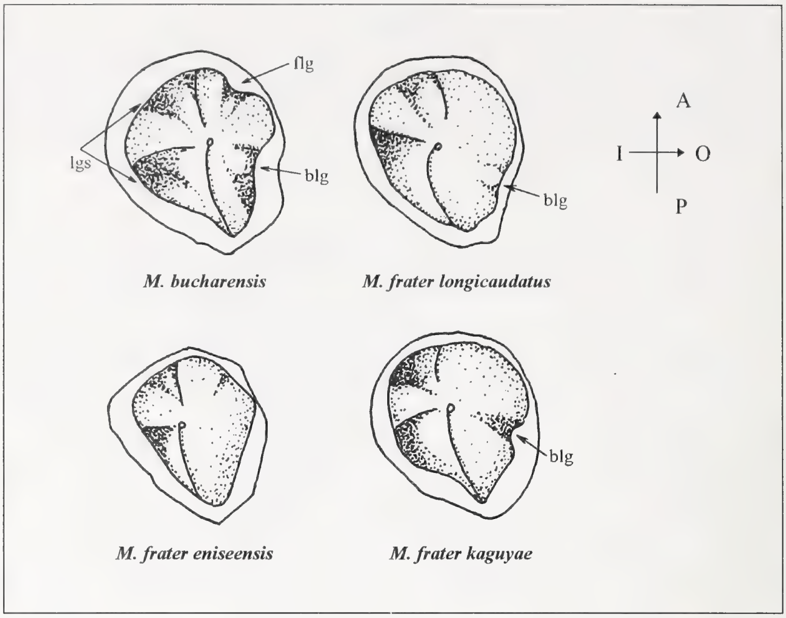


Fig. 3. Occlusal view of the upper canine of the taxa examined. lgs = grooves on lingual side of canine; flg = frontal-labial groove; blg = back-labial groove; A = anterior; P = posterior; I = inside; O = outside.

Myotis frater. The main differences he mentioned were as follows: tibia and tail much shorter than in *M. frater*, narrower brain case and longer ears. In connection with the small number of specimens at our disposal we do not presume to speculate about its taxonomic rank and consider it here within *M. frater*.

Distribution. China (SE China and Heilungkiang), Korea, Japan, Russian Far East (to middle of Khabarovsk region). (Koopman 1993; Koopman 1994; Tiunov, 1984 (Fig. 1). *M. f. frater* and *M. f. kaguyae* are seemingly distributed in tropical bamboo forests (Allen 1938; Wallin 1969). *M. f. longicaudatus* inhabits mixed forests in the plains of southern Far East; occasionally, small groups were found in caves in winter (Tiunov 1984).

Certain differences in external and cranial characters, teeth and baculum shape have been found among *M. f. longicaudatus* representatives. We consider the form from Middle Siberia a distinct subspecies. It probably may be a distinct species, the confirmation of which would have to be based on more material.

Myotis frater eniseensis ssp. nov.

Holotype. Adult male, No. 59603, skin and skull, Karaulinskiye caves, the left bank shore of the Yenisey river, 18 km from Krasnoyarsk city; November, 7, 1972, collected by Dr. Strelkov; deposited at Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russia.

Diagnosis. Pelage is greyish-brown (from cinnamon brown to Prout's brown by Ridgeway 1925). Tail is relatively short, about 95% of body length on average (whereas in *M. f. longicaudatus* tail is always longer than body). Ears are narrow and longer than in other longtailed bats. Tragus is about one half of ear length. Plagiopatagium margin is attached to distal portion of metatarsus of the first toe. Facial portion of skull is shorter than brain case. Rostrum is relatively long, longer than in *M. f. frater*, rising smoothly, and the frontal portion is lower than the occipital one (like in *M. bucharensis*); brain case is high, slightly inflated (Fig. 2). Upper canines are relatively angular, with two deep grooves on the lingual side, but lacking them on the labial side of the upper canines (Fig. 3). The third upper premolar (P3) (if present) is displaced inward. There is a very low metaloph on M1 and M2 (seemingly be absent on erased teeth) and quite reduced (almost absent) protoconules.

Distribution. The largest part of the findings come from Krasnoyarsk region caves: Archeologicheskaya cave (Khakasiya, Shyrinskyi district – one adult male, Zoological Institute collection), Ledopadnaya cave ("Stolby" reserve, Krasnoyarsk neighbouring territory – two specimens, Zoological Institute collection, also reported by Khritankov, Melnikova, 1988), Jenevskaya cave (the Biryusa river basin – two skulls in Zoological Institute collection) and Partizanskaya cave (the Mana river basin – two skulls in Zoological Institute collection). Kuzyakin (1950) and Bobrinskyi et al. (1965) reported one finding in Dodonova village, north of Krasnoyarsk. There is one young male from Angara river (Irkutsk district) deposited in the Mammal collection of the Zoological Institute, St. Petersburg. There is one locality in the Altai region: Kebezen village on the Biya river, 20 km from Teletskoye lake (Bobrinskyi et al. 1965); the place of its storing is unknown, nevertheless we suggest it belongs to the newly described subspecies (Fig. 1). *M. f. eniseensis* inhabits mountains of southern taiga. The largest part of the specimens was found in their hibernacula in caves.

Myotis bucharensis Kuzyakin, 1950

Type. Adult female, No. 50002, Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (St. Petersburg). Aiwadj, SW Tadzhikistan. August, 1915, collected by V.J. Lazdin.

Diagnosis. Coloration is of light, "desert" type. Back, membranes and ears are light pale-brown, abdomen is almost white. Tail is long (more than 100% of body length). Ears are not wide as they are in *M. f. longicaudatus*, and abruptly narrowed to their rounded tips, tragus is longer than half of the pinna length. Margin of plagiopatagium is attached to distal portion of metatarsus of the first toe. Skull is relatively long, not so broadened and has lesser sharp flexure in its frontal part (in profile) than in *M. f. longicaudatus* (Fig. 2); brain case is high, slightly inflated. Upper canines are relatively rounded, there are two deep grooves on their lingual sides and two expressed ones on the labial side of each upper canine (Fig. 3). The third upper premolar (P3) is greatly displaced from the tooth row. A metaloph is present on M1 and M2, but no protoconules.

Wallin (1969) considered the Bocharic bat to be a lighter-coloured form of *M. frater* and restricted it to *M. f. bucharensis*. We consider *M. bucharensis* to be a distinct species on the basis of its different body size and skull, and teeth construction details.

Distribution. Apart from the type locality, this form is known from the Samarkand vicinity only (Uzbekistan) (Fig. 1). *M. bucharensis* may probably be a speleobiont living in colonies. The single known colony of this species of ca. 500 individuals, consisting of pregnant and lactating females, was found in an artificial cave near Samarkand. Both localities are placed in large river valleys of foothill regions, where the climate is arid enough.

Comparison between examined forms

External characters. *M. bucharensis* greatly differs from others by pelage coloration: it is light, typically "desert". The other longtailed mouse-eared bats are usually dark brown. *M. bucharensis* (as the largest representative) and *M. f. longicaudatus* (as the smallest one) are reliably distinct. *M. f. eniseensis* has the longest ears and the shortest tail.

The wing shape in all these forms is similar; *M. f. longicaudatus* differs from others by relatively short distal phalanges of the third and the fourth digits.

The terminal lobe is present in all the forms. Kuzyakin (1950) pointed out, that the calcar lobe of *M. f. longicaudatus* possesses a keel, but not that of *M. bucharensis*. In the type specimen of *M. bucharensis* a calcar lobe keel is absent indeed, but in 4 specimens from Samarkand it is well developed. The calcar lobe in *M. f. kaguyae*, deposited in Zoological Institute RAS, is well developed, too. In one specimen of *M. f. longicaudatus* it bears a more or less developed keel, while another one, from the Angara river (Krasnojarsk district), has it on its left foot only. Thus, the presence or absence of this structure is not a good character for this group; however, in all *M. f. eniseensis* specimens known to us, the keel was absent.

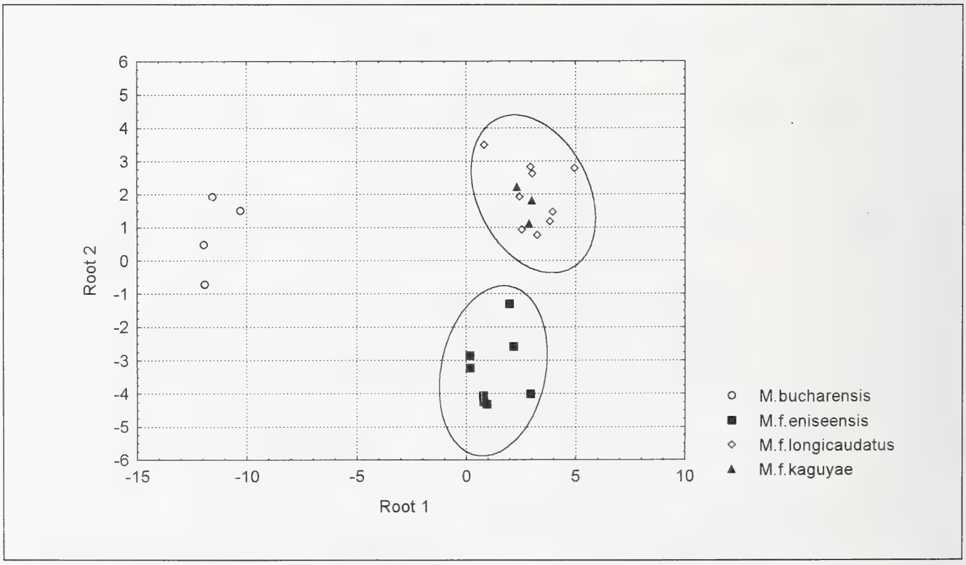


Fig. 4. The disposition of samples of the examined taxa in the two canonical variables space.

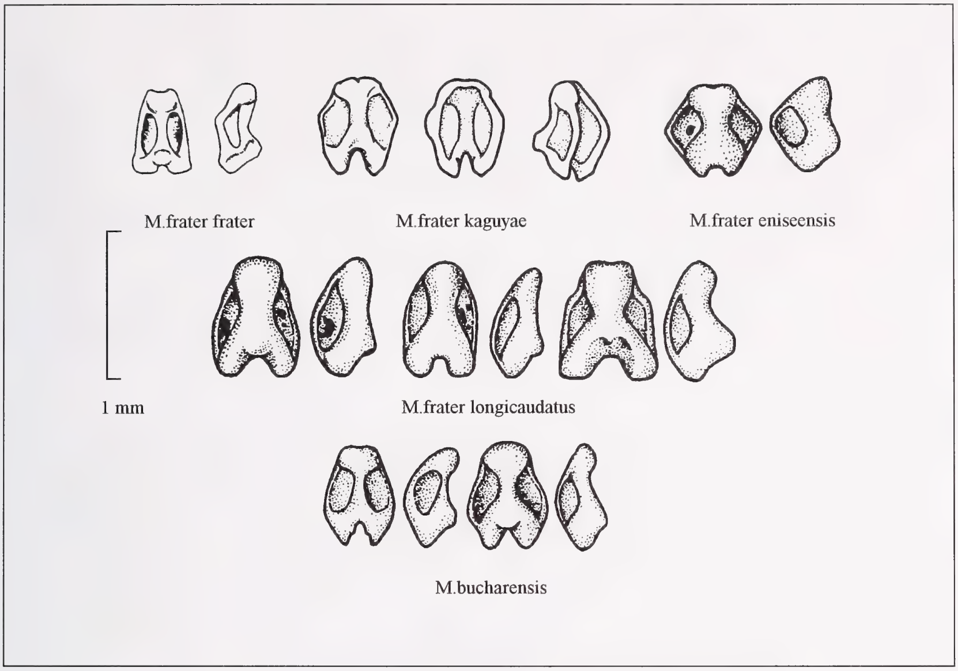


Fig. 5. Bacula of the examined forms, based on Strelkov 1989 (*M. bucharensis*, *M. frater longicaudatus*, *M. f. eniseensis* ssp. nov.), Yoshiyuki 1989 (*M. frater kaguyae*), and the authors' new data (*M. frater frater*, the type specimen).

In the subspecies of *M. frater* (excluding *M. f. eniseensis*) and in *M. bucharensis*, the interfemoral membrane has single hairs on the inside, and these hairs form small bunches only at the tail base. In *M. f. eniseensis*, the inside of the membrane carries bunches of hairs on two thirds of the tail length from its base.

Skull. The two types of skull profiles are characteristic of these bat species (Fig. 2). The first one is characterised by strongly abrupt nose-frontal crook and shorter rostral part (*M. f. frater*, *M. f. longicaudatus*, *M. f. kaguyae*); in the other type the rostrum is relatively long and rises smoothly (*M. bucharensis* and *M. f. eniseensis*) enough.

The skull shapes for all the forms were compared through stepwise discriminant functional analysis. First all the 19 cranial measurements were taken into account, and only 10 of them (the most significant ones) had been taken into the final analysis. The stepwise discriminant function analysis has revealed a high level of discrimination between the subspecies and 100% correct definition of all specimens (Fig. 4).

Teeth. No grooves can be found on back-labial sides of upper canines in *M. f. eniseensis*, but there is one in *M. f. frater* (deep in *M. f. kaguyae* and small in *M. f. longicaudatus*) and two well expressed grooves in *M. bucharensis*. All forms differ in general shape of the upper canines (see diagnosis and Fig. 3).

The third upper premolar, displaced outside the tooth row, when P2 is in contact with P4, is a characteristic feature of the *Myotis frater* group. Moreover, some specimens lack P3 at all. The fourth upper premolar (P4) lacks or bears a small cingular crisp. Several different opinions about protoconule presence on M1–M3 in the group exist at the same time. Yoshiyuki (1989) considered that protoconules are not characteristic for the *M. frater* group, while Imaizumi (1956) cited the presence of this structure in the species diagnosis for *M. f. kaguyae*. We succeeded in finding just little protoconules in two specimens of *M. f. kaguyae* and *M. f. longicaudatus* deposited in Zoological Institute RAS. Several individuals of *M. f. eniseensis* have almost reduced protoconules. *M. bucharensis* lacks them. Paraloph and metaloph on M1 and M2 is present in all forms. It is worth mentioning, that the metaloph on M1 and M2 is very low in *M. f. eniseensis* and can be indistinguishable for the effaced teeth.

Baculum. The baculum shape is common for the *Selysius* subgenus and is well distinguishable through its form (Strelkov 1989; Yoshiyuki 1989; see Fig. 5). In *M. f. longicaudatus* the baculum is of a maximum size, more massive and not markedly narrowed at its medial part ("waist") as in other subspecies. The smallest and the narrowest baculum is characteristic of *M. f. frater*, and in *M. f. eniseensis* it shows high similarity with that of *M. f. kaguyae*.

Discussion

The *Myotis frater* species group is not homogenous and includes several forms of subspecific rank. In connection with this fact the *Myotis frater* species group comprises two distinct species: *M. frater* Allen, 1928 (now including the following four subspecies: *M. f. frater*, *M. f. kaguyae*, *M. f. longicaudatus* and *M. f. eniseensis*) and *M. bucharensis* Kuzyakin, 1950.

The cluster diagram we present here, reflects our point of view on the relationship among the examined forms (Fig. 6).

The *Myotis frater* species group combines *Leuconoe* and *Selysius* traits and most probably takes up an intermediate position. Godawa-Stormark (1998) showed *Myotis frater* s.l. to have an intermediate (between *Selysius* and *Leuconoe*) type of dentition, besides *M. bechsteinii* and *M. ater*.

Imaizumi (1956) mentioned that the skull in *Myotis frater* had a "remarkably high braincase and short rostrum, breadth of braincase evidently more than half of the greatest length of skull as in the subgenus *Leuconoe*". At the same time he cites "external characters rather similar to those of the typical *Selysius*, especially to *Myotis siligorensis*". The presence of the two different types of skull profile in *M. f. kaguyae* was mentioned by Yoshiyuki (1989). Besides some other differences she supposed it to be possible to suggest two distinct subspecies for *M. f. kaguyae*.

Ognev (1928) supposed *M. f. longicaudatus* to be close to *Myotis davidi*, referred to *Leuconoe* by Ellerman & Morrison-Scott (1951). Findley (1972), Corbet (1978) and Koopman (1994) on the other hand, referred to it as *Myotis mystacinus*. The main evidences used to bring these forms closer to each other were small size and the displacement of P3 from the tooth row.

A. Borissenko (Zoological Museum of Moscow University) suggested to unite *M. frater*, *M. bucharensis* and *M. davidi* in a distinct subgenus (in litt.).

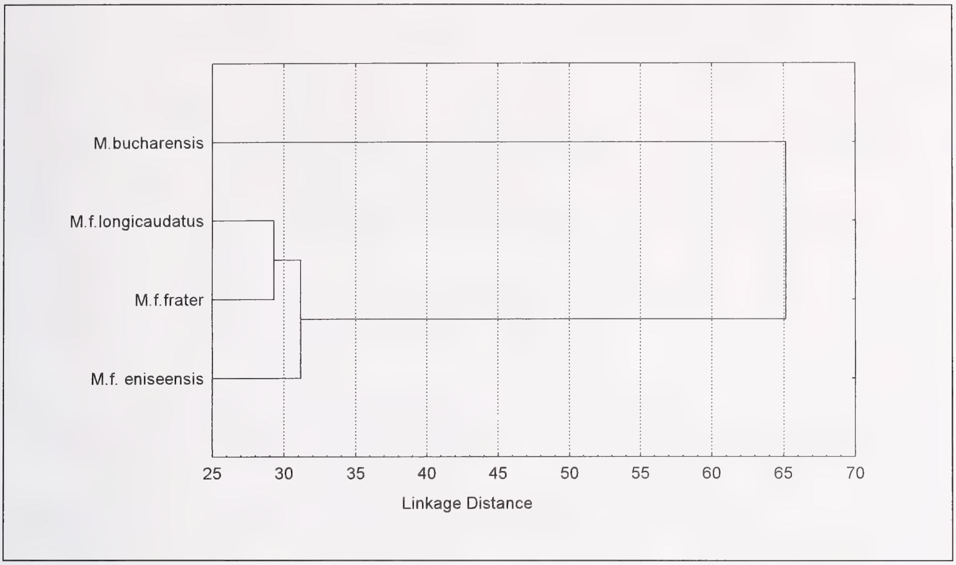


Fig. 6. Single linkage tree showing dissimilarities from matrix.

Acknowledgements

We are grateful to Dr. Nancy Simmons and Dr. Robert Voss (AMNH), Dr. Alexander Botwinkin (Irkutsk) and Dr. Mikhail Tiunov (Vladivostok) for loaning the necessary material. We thank Dr. Sergey Kruskop and Alex Borissenko (Zoological Museum of Moscow State University) for valuable discussion of the problem. This work was supported by grant from RFFI (Russian Fund for Basic Research).

Zusammenfassung

Vier Subspezies innerhalb der Gruppe *Myotis frater* s.l. sind gemeinhin bekannt. Nach unserer Untersuchung ist *M. bucharensis* als gültige Spezies zu betrachten. *M. f. longicaudatus* beinhaltet zwei geographisch isolierte und morphologisch unterschiedliche Formen: *M. f. longicaudatus* bewohnt den Fernen Osten (Typus-Region), *M. f. eniseensis* ssp. nov. die Krasnoyarsk-Region in Mittelsibirien.

References

Allen, G. M. (1923): New Chinese bats. – Am. Mus. Novit. (85).
Allen, G. M. (1938): The Mammals of China & Mongolia. Central Asiatic Expeditions of the American Museum of Natural History, Pt.1. – New York, Amer. Mus. nat. Hist. Pub.
Bobrinskyi, N. A., B. A. Kuznetsov & A. P. Kuzyakin (1965): Opredelitel' mlekopitayuschych SSSR [Key to determination of the Mammals of USSR]. – Moscow: Nauka. (in Russian).
Corbet, G. B. (1978): The Mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. – British Museum (Nat. Hist.), London.
Ellerman, J. R. & T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. – Trustees of the British Museum (Nat. Hist.), London.
Findley, J. S. (1972): Phenetic relationships among bats of the genus *Myotis*. – Syst. Zool. 21: 31–52.

Godawa-Stormark, J. (1998): Phenetic analysis of Old World *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) based on dental characters. – Acta Theriologica 43: 1–11.
Hill, J. E. (1962): Notes on some insectivores and bats from Upper Burma. – Proc. zool. Soc. Lond. 139: 119–137.
Imaizumi, Y. (1956): A new subspecies of *Myotis* from Japan. – Bull. natn. Sci. Mus. Tokyo 38: 42–46.
Imaizumi, Y. (1961): Coloured Illustrations of the Mammals of Japan. – Tran. Syst. Soc. Jap. 27: 6–10.
Koopman, F. K. (1993): Order Chiroptera. – In: Wilson D. E. & D. M. Reeder (eds.): Mammals species of the world. A taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington & London.
Koopman, F. K. (1994): Chiroptera: Systematics. – Handbook of Zoology, Vol. VIII Mammalia. Walter de Gruyter, Berlin & New York.
Kuzyakin, A. P. (1950): Letuchiye myschi [Bats]. – Moscow: Izd. Sovetskaya Nauka. (in Russian).
Ognev, S. I. (1927): A synopsis of the Russian Bats. – J. Mammal. 8: 140–157.
Ognev, S. I. (1928): Zveri Wostochnoj Evropy i Severnoj Azii [Animals of the Eastern Europe and Northern Asia]. Vol. I. – Moscow–Leningrad: Gosudrstvennoye izdatel'stvo. (in Russian).
Ridgeway, R. (1925): Colour standards and nomenclature. – Washington.
Strelkov, P. P. (1983): Usataya nochniza (*Myotis mystacinus*) i nochnica Brandta (*Myotis brandti*) v SSSR i ich vzaimootnoshenie [Whiskered bat (*Myotis mystacinus*) and Brandt's whiskered bat (*Myotis brandti*) in USSR and their relationship]. Communication 2. – Zool. J. 62: 259–270. (in Russian).
Strelkov, P. P. (1989): New data on the Structure of Baculum in Palaearctic Bats. I. The Genera *Myotis*, *Plecotus* and *Barbastella*. – Proceedings Fourth European Bat Research Symposium, Charles University Press, Praha, p. 87–94.
Tiunov, M. I. (1984): Rukokrylie – Chiroptera. – In: Krivosheev V. G. (Ed.) Nazemnie mlekopitajuschie Dalnego Vostoka SSSR (Ground mammals of the USSR Far East) (in Russian)
Wallin, L. (1969): The Japanese bat fauna. – Zool. Bidr. Upps. 37: 223–440.
Yoshiyuki, M. (1989): A systematic study of the Japanese chiroptera. – Tokio National Science Museum.

Katerina Tsytsulina & Dr. Petr P. Strelkov, Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab., 1, 199034, St. Petersburg, Russia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 27–30	Bonn, Dezember 2001

A note on the coexistence of three species of Pacific monitor lizards in Australia (Sauria, Varanidae, *Varanus indicus* group)

Thomas Ziegler, Wolfgang Böhme, Bernd Eidenmüller
& Kai M. Philipp

Abstract. Ziegler, Philipp & Böhme (1999) recorded *Varanus doreanus* and *V. finschi* for the first time for Australia, from where only the collective species *V. indicus* was known so far. The existence of "true" *V. indicus* in continental Australia had to remain open at the time, because only records for the Australian Murray Islands, situated between New Guinea and Australia, were available to us. Now, we present the first "true" *V. indicus* to occur in mainland Australia (Maningrida, Arnhem Land / Northern Territory) thus proving the coexistence of three sibling species of the *V. indicus* group in continental Australia.

Key words. Sauria, Varanidae, *Varanus indicus* group, *V. doreanus*, *V. finschi*, *V. indicus*, coexistence, Australia.

Recently, Ziegler, Philipp & Böhme (1999) demonstrated that two of the sibling species that emerged from the partition of *Varanus indicus* (Daudin, 1802), viz. *V. doreanus* (Meyer, 1874) and *V. finschi* Böhme, Horn & Ziegler, 1994, also occur in northern Australia. This situation required a reappraisal of the definite occurrence of *V. indicus* sensu stricto in Australia, as most sources listing this species for the Australian fauna (e. g., de Rooij 1915, Mertens 1942, Brandenburg 1983, Cogger et al. 1983, Gibbons 1985, Schmida 1985, Wells & Wellington 1985, Hoser 1989, Wilson & Knowles 1992, Cogger 1994) were published before the discovery and/or resurrection of the sibling taxa making up the *V. indicus* group today: *V. caerulivirens* Ziegler, Böhme & Philipp, 1999; *V. doreanus* (Meyer, 1874); *V. finschi* Böhme, Horn & Ziegler, 1994; *V. jobiensis* Ahl, 1932; *V. melinus* Böhme & Ziegler, 1997; *V. spinulosus* Mertens, 1941; and *V. yuwonoi* Harvey & Barker, 1998 (see Böhme et al. 1994; Böhme & Ziegler 1997; Harvey & Barker 1998; Ziegler & Böhme 1999; Ziegler, Böhme & Philipp 1999; Ziegler, Philipp & Böhme 1999).

Ziegler, Philipp & Böhme (1999) recorded *V. doreanus* for the first time from two areas outside New Guinea, viz. from the Aru Islands and from Australia (northern Queensland, Cape York) – other records from Indonesia still need to be proven. In the same paper they raised *V. finschi* (originally described as a subspecies of *V. doreanus* from New Britain, Bismarck Archipelago: Böhme et al. 1994) to full species rank, due to its sympatry with *V. doreanus* in New Guinea. Moreover, *V. finschi*, too, was documented to occur in northern Queensland, Australia (Ziegler, Philipp & Böhme 1999). But unequivocal records of the true *V. indicus* (s. str.) from Australia were hardly detectable from the literature, and according to voucher material available to us, this species could definitely be proven to exist only on the Australian Murray

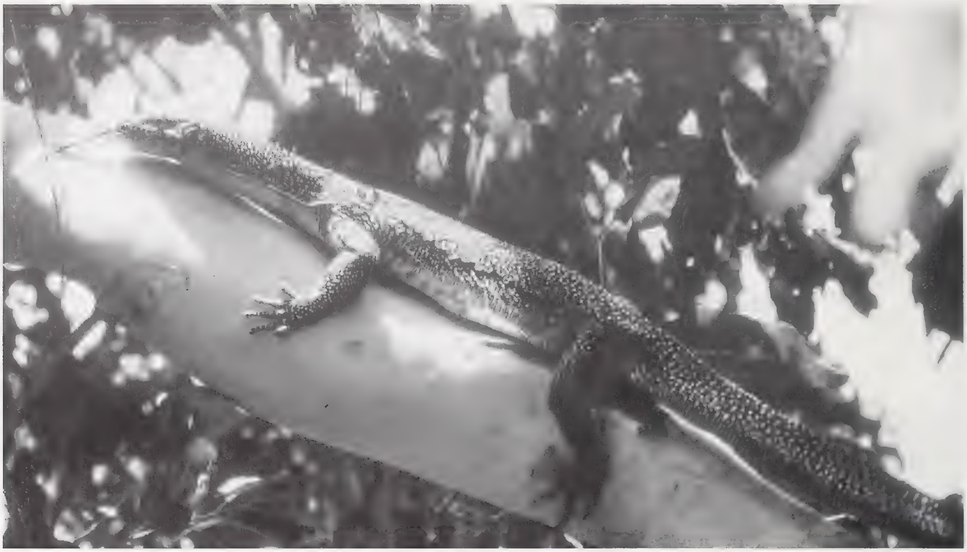


Fig. 1. Living *Varanus indicus* from Maningrida, Arnhem Land / Northern Territory.

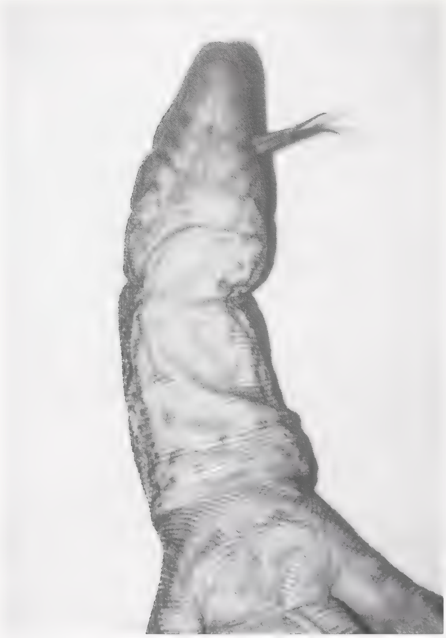


Fig. 2. Ventral view of the head region of a preserved specimen of *Varanus indicus* (R0347) in the Northern Territory Museum and Art Gallery at Darwin from Maningrida. Photographs by Bernd Eidenmüller.

Islands between New Guinea and mainland Australia. The occurrence on the latter continent was not verifiable even by the published photographic material: the Australian Pacific monitors illustrated by Hoser (1989), Wilson & Knowles (1992), and Bennett (1998) cannot be assigned to any of the three species involved, as their throat and tongue colorations are not visible. The specimen shown by Schmida (1985) seems indeed to be a true *indicus* due to its light and visibly unpatterned throat colour, however, it lacks locality data. Also the specimen pictured by Cogger (1994) is identifiable as a true *V. indicus,* but originates from the Murray Islands (see above).

So, the first true *V. indicus* to occur in mainland Australia can be presented hereby (Wells & Wellington 1985 apply the name *rouxi* to the Australian population, but this is clearly a synonym of *V. indicus*: Mertens 1942; Ziegler, Philipp & Böhme 1999): one of us (B.E.) was able to take photographs of a living specimen, caught at Maningrida, Arnhem Land / Northern Territory, which shows the diagnostic light unpatterned throat colouration in combination with an entirely dark tongue (fig. 1). A subsequent check of voucher material in the Northern Territory Museum and Art Gallery at Darwin revealed a further specimen from the locality Maningrida (fig. 2), which could be checked also in respect to the typical low midbody scale count (113) of this species (S value, see Brandenburg 1983; Böhme et al. 1994; Ziegler, Böhme & Philipp 1999). Thus, the coexistence of three sibling species of the *V. indicus* group in continental Australia is proven. However, their detailed distribution within Australia and their possible or rather expectable niche segregations (see Philipp 1999) should be followed up further on. In the meantine a ninth species (*V. cerambonensis*) could be described within the *V. indicus* group (Philipp, Böhme & Ziegler 1999).

Acknowledgements

Dr. Frank Glaw from the Zoologische Staatssammlung München and an anonymous reviewer made useful comments on the manuscript. Bernd Eidenmüller wants to thank Gavin S. Bedford from Darwin University for his help in the field and Paul Horner for access to the holdings of the Northern Territory Museum and Art Gallery at Darwin.

Zusammenfassung

War an Pazifikwaranen (*Varanus indicus*-Gruppe) bisher lediglich *V. indicus* für Australien bekannt, konnten Ziegler, Philipp & Böhme (1999) erstmals seine Schwesterarten *V. doreanus* und *V. finschi* für das australische Festland nachweisen. Ob ebenfalls der „echte" *V. indicus* tatsächlich im kontinentalen Australien vorkommt, mußte zu diesem Zeitpunkt noch offen bleiben, da uns nur Nachweise von den zwischen Neuguinea und Australien gelegenen und politisch zu Australien gehörenden Murray-Inseln vorlagen. Hier können wir erstmals verbürgte Nachweise des „echten" *V. indicus* für das australische Festland (Maningrida, Arnhem Land / Northern Territory) erbringen und damit die dortige Koexistenz dreier Schwesterarten der *V. indicus*-Gruppe dokumentieren.

References

Bennett, D. (1998): Monitor lizards. Natural history, biology and husbandry. – Frankfurt a. Main, Edition Chimaira, 352 pp.

Böhme, W., H.-G. Horn & T. Ziegler (1994): Zur Taxonomie der Pazifikwarane (*Varanus indicus*-Komplex): Revalidierung von *Varanus doreanus* (A. B. Meyer, 1874) mit Beschreibung einer neuen Unterart. – Salamandra 30 (2): 119–142.

Böhme, W. & T. Ziegler (1997): *Varanus melinus* sp. n., ein neuer Waran aus der *V. indicus*-Gruppe von den Molukken, Indonesien. – herpetofauna 19 (111): 26–34.

Brandenburg, T. (1983): Monitors in the Indo-Australian archipelago. – Unpubl. thesis, Univ. Leiden, 98 pp.

Cogger, H. G. (1994): Reptiles and amphibians of Australia. – Ithaca, N.Y., Comstock, Cornell, 788 pp.

Cogger, H. G., E. Cameron & H. M. Cogger (1983): Zoological catalogue of Australia. Vol. I. Amphibia and Reptilia. – Aust. Govt. Publ. Serv., Canberra, 313 pp.

Gibbons, J. R. H. (1985): The biogeography and evolution of Pacific island reptiles and amphibians. – In: Grigg, G., R. Shine & H. Ehmann (eds.): Biology of Australasian frogs and reptiles, 125–142. Beatty and Sons, Chipping Norton.

Harvey, M. B. & D. G. Barker (1998): A new species of blue-tailed monitor lizard (genus *Varanus*) from Halmahera Island, Indonesia. – Herpetologica 54: 34–44.

Hoser, R. T. (1989): Australian reptiles and frogs. – Pierson & Co, Mosman, NSW, 238 pp.

Mertens, R. (1942): Die Familie der Warane (Varanidae). Dritter Teil: Taxonomie. – Abh. senckenberg. naturf. Ges. 466: 235–391.

Philipp, K. M. (1999): Niche partitioning of *Varanus doreanus*, *V. indicus* and *V. jobiensis* in Irian Jaya: preliminary results. – In: Horn, H.-G. & W. Böhme (eds.): Advances in monitor research, II. Mertensiella 11: 307–316.

Philipp, K. M., W. Böhme & T. Ziegler (1999): The identity of *Varanus indicus*: Redefinition and description of a sibling species coexisting at the type locality (Sauria: Varanidae, *Varanus indicus* group). – Spixiana 22: 273–287.

Rooij, N. de (1915): The reptiles of the Indo-Australian archipelago. I. Lacertilia, Chelonia, Emydosauria. – Brill, Leiden, 384 pp.

Schmida, G. (1985): The cold-blooded Australians. – Doubleday, Sydney & Auckland, 208 pp.

Wells, R. W. & C. R. Wellington (1985): A classification of the Amphibia and Reptilia of Australia. – Aust. J. Herp., Suppl. Ser. 1: 1–61.

Wilson, S. K. & D. G. Knowles (1992): Australia's Reptiles. – Cornstalk Publishing, Pymble, NSW, 447 pp.

Ziegler, T. & W. Böhme (1999): Genital morphology and systematics of two recently described monitor lizards of the *Varanus* (*Euprepiosaurus*) *indicus* group. – In: Horn, H.-G. & W. Böhme (eds.): Advances in monitor research, II. Mertensiella 11: 121–128.

Ziegler, T., W. Böhme & K. M. Philipp (1999): *Varanus caerulivirens* sp. n., a new monitor lizard of the *V. indicus* group from Halmahera, Moluccas, Indonesia (Squamata: Sauria: Varanidae). – Herpetozoa 12: 45–56.

Ziegler, T., K. M. Philipp & W. Böhme (1999): Zum Artstatus und zur Genitalmorphologie von *Varanus finschi* Böhme, Horn & Ziegler, 1994, mit neuen Verbreitungsangaben für *V. finschi* und *V. doreanus* (Meyer, 1874) (Reptilia: Squamata: Varanidae). – Zool. Abh., Staatl. Mus. f. Tierkunde 50: 267–279.

Dipl.-Biol. Thomas Ziegler & Prof. Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. – Bernd Eidenmüller, Griesheimer Ufer 53, D-65933 Frankfurt am Main. – Kai M. Philipp, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstraße 21, D-81247 München.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 31–34	Bonn, Dezember 2001

An overlooked but invalid senior synonym of *Chamaeleo monachus* Gray, 1865 (Squamata: Chamaeleonidae)

Wolfgang Böhme & Indraneil Das

Abstract. We report on the discovery of a chameleonid type specimen in the Zoological Survey of India (ZSI) collection: *Chamealeon verrucosus* Blyth, 1853. This name is a senior synonym of *Chamaeleo monachus* Gray, 1865, and at the same time a junior homonym of *Chamaeleo verrucosus* Cuvier, 1829. We argue that in order to serve stability, Blyth's name should be regarded as a nomen oblitum.

Key words. Reptilia, Sauria, Chamaeleonidae, synonymy, homonymy; Socotra Island.

Arguably, the most important historical collection of herpetofauna from Asia is that of the Zoological Survey of India (hereafter, ZSI), with its headquarters in Calcutta (see Das et al. 1998, for a historical account of the institution). Being the inheritor of the zoological collections of the Museum of the Asiatic Society, and subsequently, the Indian Museum, the materials in the care of the ZSI date back to the early 1800s. Of numerous naturalists employed or associated in other ways with the Museum, perhaps the most remarkable was Edward Blyth (1810–1873), an English natural historian employed as the first curator between 1841–1863. Essentially a museum curator who did relatively little field work himself, Blyth encouraged members to collect zoological and palaeontological objects for the museum, and specimens started to arrive from every part of the British Indian Empire and far beyond, including the Middle East, Africa, North America, central Asia, Sri Lanka, the Malay Peninsula and Archipelago, and eastern China.

Blyth (1853: 626) described "a species of *Chamaeleon* in the Society's old collection, the origin of which is unknown, but it would appear to be undescribed. It would seem to be most nearly affined to *C. cucullatus* Gray, and has the occipital flaps of both that species and *C. delepis* (sic!), Leach.

C. verrucosus, nobis. Body minutely tuberculated, with larger tubercles interspersed throughout. The latter are smaller and contrast less strongly on the limbs and tail, and are more thickly set upon the limbs. Ridges of the back and throat serrated, the tubercles becoming smaller towards and upon the tail. Beneath, the tail is smooth, though tending to exhibit a slight serrature towards its base. Superciliary ridges not uniting together, either before or behind; and a small medial occipital ridge continued to the base of two lateral flaps or lappets of skin. Colour of the specimen blanched; but there is a strongly marked black streak proceeding backwards from the axilla, and surmounted by a white streak, the two occupying the space which may be concealed behind the humerus. Length 11 3/4 in., of which the tail is 6 in. Hab. unknown."

This description which we are reproducing here in full length (due to its limited availability in many libraries) has been overlooked by all subsequent workers, and the reference is therefore also lacking in the recent checklist by Klaver & Böhme (1997).

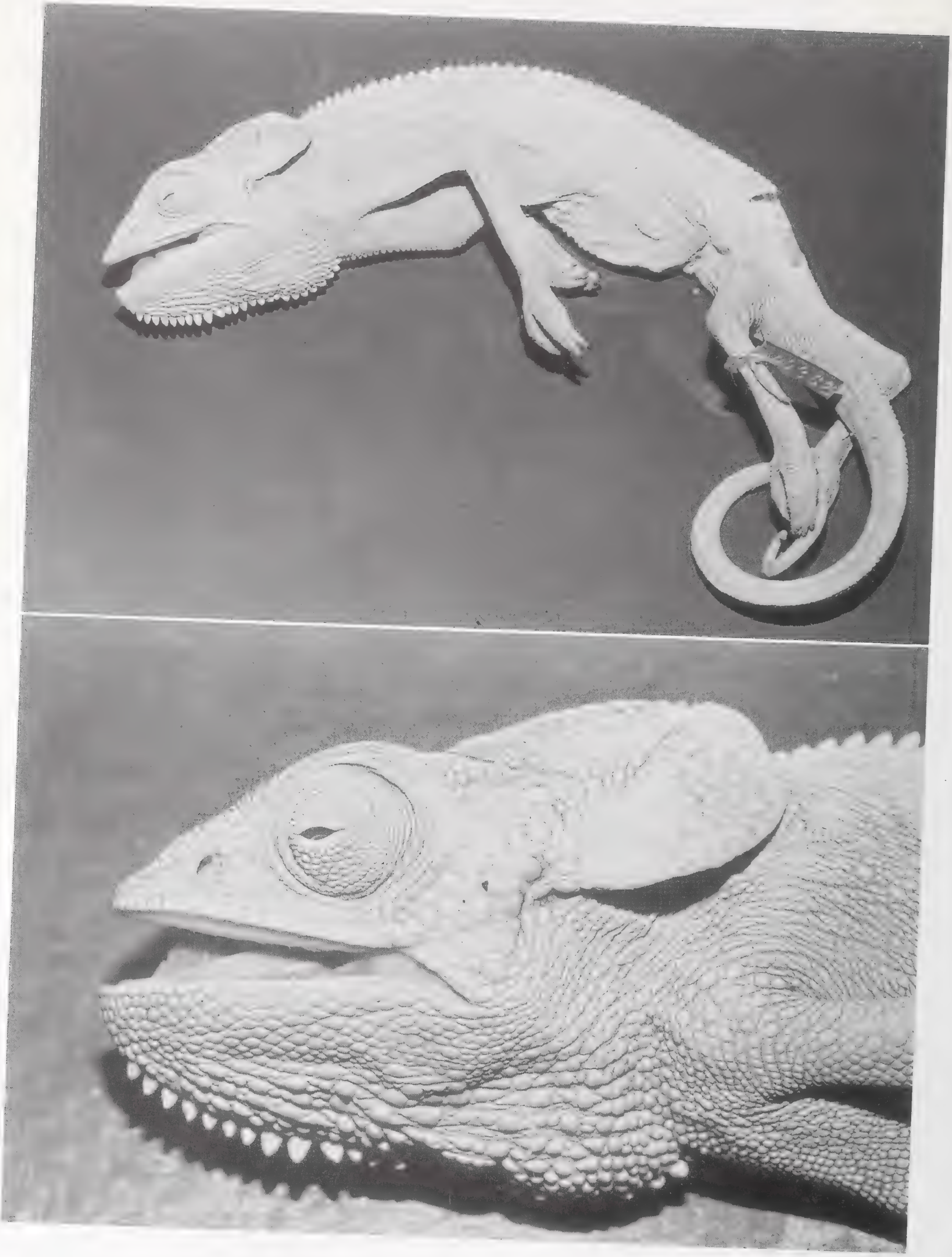


Fig. 1. Holotype (ZSI 6839) of *Chamaeleon verrucosus* Blyth, 1853. Lateral view of entire specimen (above) and of head (below).

The combination of characters given in the original description allows to assume that neither a Madagascan nor a mainland African species is concerned. Thanks to the recovery of the holotype (ZSI 6839, snout-vent length of 139.5 mm, a tail length of 154.9 mm, a head width of 18.7 mm: Fig. 1) by the second author, it became possible to support this assumption and to verify the identity of Blyth's name. It actually refers to the only chamaeleonid species inhabiting Socotra Island (Republic of Yemen, although originally believed to be Madagascan by Gray [1865: 470], i.e. the endemic *Chamaeleo monachus* Gray, 1865 based on the specimen BM 1946.8.21.98 (Fig. 2)] (cf. Klaver & Böhme 1997: 35).

Fortunately, this does not constitute any nomenclatural threat to *C. monachus* Gray, 1865: *Chamaeleon verrucosus* Blyth, 1853 is a junior primary homonym of *Chamaeleo verrucosus* Cuvier, 1829 which refers to a Madagascan species now termed *Furcifer verrucosus* (Cuvier, 1829) (see Klaver & Böhme 1986: 59, 1997: 21). Accordingly, Blyth's name of 1853 is invalid and consequently, there is no need to replace the junior homonym of *C. verrucosus* Cuvier, 1829 by a nomen novum. The latter name has been in extensive use since its first erection, e.g. Boettger (1877: 39), Blanford (1881: 464), Boulenger (1887: 451, 1903: 87), Mocquard (1893: 6, 1894: 114), Werner (1902: 344, 1911: 14), Steindachner (1903: 14), Hillenius (1959: 52), Mertens (1966: 20), Klaver (1977: 184, 1981: 43), Klaver & Böhme (1986: 59, 1997: 35), and Showler (1994: 10, 1996: 185).

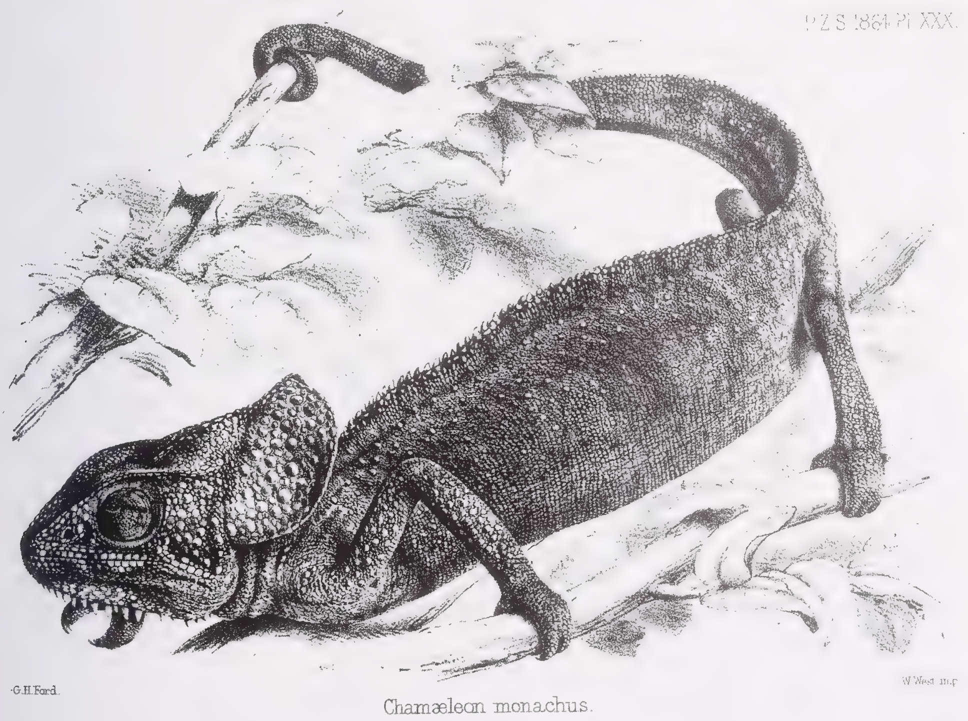

P.Z.S. 1864 Pl. XXX.
G.H.Ford.
W West imp.
Chamæleon monachus.

Fig. 2. Holotype (BM 1946.8.21.98) of *Chamaeleo monachus* Gray, 1865. Drawing from the original description: Gray 1865.

Acknowledgements

We thank J. R. B. Alfred, Director, Zoological Survey of India, and S. K. Chanda, B. Dattagupta and N.C. Gayen, for permission and facilities in their institution. Thanks are further due to Frank Glaw, Zoological State Collection, Munich, and an anonymous reviewer for helpful suggestions.

References

Blanford, W. T. (1881): Notes on the lizards collected in Socotra by Prof. I. Bayley Balfour. – Proc. Zool. Soc. London, 1881: 464–469.

Blyth, E. (1853): Notices and descriptions of various reptiles, new or little known. – J. Asiat. Soc. Bengal, Calcutta, 22: 639–655.

Boettger, O. (1877): Die Reptilien und Amphibien von Madagascar. – Abh. Senck. Ges., Frankfurt/M., 11: 1–56.

Boulenger, G. A. (1887): Catalogue of the lizards in the British Museum. – Trustees Brit. Mus., London, vol. 3, 575 pp.

Boulenger, G. A. (1903): The reptiles of Socotra. – In: Forbes, H. O. (ed.): The natural history of Socotra and Abd-el-Kuri. Liverpool, pp. 75–96.

Das, I., B. Dattagupta & N. C. Gayen (1998): History and catalogue of reptile types in the collection of the Zoological Survey of India. – J. South Asian nat. Hist., 3(2): 121–172.

Gray, J. E. (1865): Revision of the genera and species of Chamaeleonidae, with the description of some new species. – Proc. zool. Soc. London, 1864 [1865]: 465–479.

Hillenius, D. (1959): The differentiation within the genus *Chamaeleo* Laurenti 1768. – Beaufortia, Amsterdam, 8: 1–92.

Klaver, C. J. J. (1977): Comparative lung-morphology in the genus *Chamaeleo* Laurenti, 1768 (Sauria: Chamaeleonidae) with a discussion of taxonomic and zoogeographic implications. – Beaufortia, Amsterdam, 25 (327): 167–199.

Klaver, C. J. J. (1981): Lung morphology in the Chameleonidae (Sauria) and its bearing upon phylogeny, systematics and zoogeography. – Z. zool. Syst. Evolutionsf., Hamburg, 19 (1): 36–58.

Klaver, C. J. J. & W. Böhme (1986): Phylogeny and classification of the Chamaeleonidae (Sauria) with special reference to hemipenis morphology. – Bonn. zool. Monogr. 22: 1–64.

Klaver, C. J. J. & W. Böhme (1997): Chamaeleonidae. – Das Tierreich, Berlin, 112: I–XV + 1–85.

Mertens, R. (1966): Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Chamaeleonidae. – Das Tierreich, Berlin, 83: I–X + 1–37.

Mocquard, F. (1893): Sur l'existence d'une poche axillaire chez certains caméléons. – C. R. Soc. Philom., Paris, 1893 (19): 4–6.

Mocquard, F. (1894)[1895]: Sur une collection des reptiles recueillis à Madagascar par MM. Alluaud et Belly. – Bull. Soc. Philomath., Paris, (8) 7: 112–136.

Showler, D. A. (1994): Reptiles on the island of Socotra, Republic of Yemen. – Brit. Herp. Soc. Bull., London, 48: 7–12.

Showler, D. A. (1996): Reptile observations in Socotra, spring 1993. – Sandgrouse 17: 185–187.

Steindachner, F. (1903): Batrachier und Reptilien aus Südarabien und Sokotra. – Sber. Akad. Wiss. Wien, 112 (1): 7–14.

Werner, F. (1902): Prodromus einer Monographie der Chamäleonten. – Zool. Jb. Syst., Jena, 15: 295–460.

Werner, F. (1911): Chamaeleontidae. – Das Tierreich, Berlin, 27: I–IX + 1–52.

Prof. Dr. Wolfgang Böhme, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany; Dr. Indraneil Das, Centre for Herpetology, Madras Crocodile Bank Trust, Mamallapuram, Post Bag 4, Tamil Nadu 603 104, India.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 35–48	Bonn, Dezember 2001

New bioacoustic records of *Rana bedriagae* Camerano, 1882 (Anura: Ranidae) from Turkey

Hans Schneider & Ulrich Sinsch

Abstract. The advertisement calls of water frogs at nine sites along the south coast and within Turkey were recorded, analyzed and compared with those of *Rana ridibunda* Pallas, 1771, and *R. bedriagae* Camerano, 1882. All the call characteristics, whether temperature-dependent or not, are consistent with those of *R. bedriagae* but not those of *R. ridibunda*. It follows that these localities are inhabited by Levantine frogs, *R. bedriagae*.

Key words. Advertisement calls, comparative call analysis, distribution, *Rana bedriagae*.

Introduction

Until the past decade the Lake frog, *Rana ridibunda*, was regarded as a species with a very broad distribution. Large parts of Europe, Central Asia and the Near East were thought to be included in its range, as well as the Arabian peninsula and parts of the Nile Valley (Günther 1990, 1991). The contributions towards changing this picture was mainly made by bioacoustic studies, particularly in eastern Mediterranean regions. Comparative studies of the advertisement calls showed that in Israel, Egypt, Syria, and western and southern Turkey the Levantine frog, *Rana bedriagae*, is found (Nevo & Schneider 1983, Schneider & Sofianidou 1985, Joermann et al. 1988, Schneider 1997a, 1999a, Schneider & Sinsch 1999). The existence of *R. bedriagae* as a distinct species was confirmed by comparative allozyme analyses and electrophoretic studies (Nevo & Filippucci 1988, Sinsch & Eblenkamp 1994), as well as by differences in morphological characters (Sinsch & Schneider 1999).

R. ridibunda is also native to regions bordering the eastern Mediterranean Sea and the Black Sea. The results of bioacoustic studies indicate that it lives in Thrace (Greece), at Burgas in Bulgaria, in the Danube delta and in Armenia: the advertisement calls of these frogs are consistent with those of the Lake frogs in Atyrau (Kazakhstan), the type locality of this species (Schneider & Sofianidou 1985, Schneider & Egiasarjan 1989, 1991, Günther et al. 1991, Schneider & Sinsch 1992, Schneider 1997b).

Turkey has been considered part of the range of *R. ridibunda* as well (Bodenheimer 1944, Mertens 1952, Basoğlu & Özeti 1973, Baran 1981, 1984, Yilmaz 1984, Kasparek & Kasparek 1990, Leviton et al. 1992). Based on bioacoustic findings (Joermann et al. 1988), however, it was concluded that the populations at İzmir and Dalaman represent another form, which later was identified as *R. bedriagae* (Schneider & Sinsch, 1999). According to recent bioacoustic and morphometric studies (Schneider & Sinsch 1999, Sinsch & Schneider 1999) *R. bedriagae* also lives at Alanya, on the Karpuz Çayı in the south and in Beyşehir Gölü in inner Turkey. On the other hand, the water frogs of Beyşehir Gölü were described by Arıkan (1988) as a new subspecies *R. ridibunda caralitana*, and the authors of many very recent morphological studies on frogs from various regions of Turkey came to the conclusion that they were dealing with *R. ridibunda* (Atatür et al. 1989/1990, Arıkan 1990, Baran 1990, Baran et al. 1992, Arıkan et al. 1994, Kaya 1996, Baran & Atatür 1998, Arıkan et al. 1998, Tok 1999, Kumlutaş et al. 1999, Tok et al. 2000, Budak et al., 2000). Finally, Jdeidi et al. (2001) followed our conclusion that *R. bedriagae* occurs in Beyşehir Gölü and found this species also at other places.

Here we present new bioacoustic information to assist in clarifying the taxonomy of the water frog fauna of Turkey.

Materials and methods

In 1998 (12–27 June), 1999 (17–24 May) and 2000 (21–31 May), series of advertisement calls of water frogs were sampled at nine localities in Turkey (Fig. 1): Yakaköy (N=7), Eğirdir (N=21), Dimçayı (N=5), Gazipaşa (N=9), Tenzile (N=5), Örenbucağı (N=13), Taşucu (N=11), Ortaköy (N=3) and Ereğli (N=5). The calls were recorded with a condenser microphone (Sennheiser, Type MKH 415 T) and a portable tape recorder (Stellavox SP 8), and the corresponding water temperature with an electrical thermometer (Technoterm 1500). Oscillograms (Tektronix Oscilloscope 502 A, Toennies Recordine camera) were prepared for evaluation and the depicted parameters measured. Each call series was characterized by nine

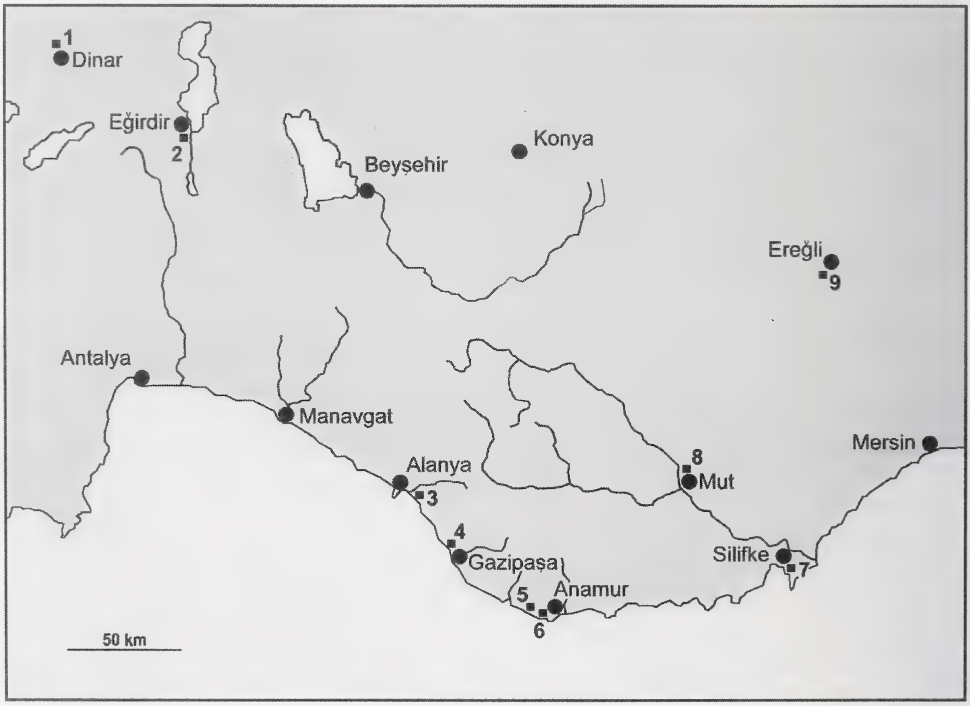


Fig. 1. The geographical locations at which advertisement calls had been recorded: 1 Yakaköy, 7 km northwest of Dinar, 2 Eğirdir, 3 Dimçayı, 4 Gazipaşa, 5 Tenzile, 6 Örenbucağı, 3.8 km west of Anamur, 7 Taşucu, 8 Ortaköy, 4 km north of Mut, 9 Ereğli.

parameters: 1. duration of pulse groups [ms]; 2. interval between pulse groups [ms]; 3. period of pulse groups [ms]; 4. call duration [ms]; 5. intercall interval [ms]; 6. call period [ms]; 7. number of pulse groups/call [N]; 8. pulses/pulse group [N]; 9. pulse groups/s [Hz]. The arithmetic means of these call parameters were calculated for each series and used for further analyses. Thus, the basic data set describing the advertisement calls of each population consisted of 10 variables (9 call parameters and the corresponding temperature) with N (the number of call series) observations.

These calls were compared with those recorded at other localities in the Middle Eastern states Turkey, Syria, and Israel and had been identified as either *Rana ridibunda* or *R. bedriagae* (Schneider & Sinsch 1999). Series of the advertisement calls of lake frogs *R. ridibunda* from Kazakhstan, Armenia and Greece (Schneider & Sinsch 1992) were also used for comparisons.

At the level of local populations, the four temperature-dependent call parameters (pulse group duration, pulse group interval, pulse group period, pulse groups per second; Schneider & Sinsch 1992) were plotted against water temperature in order to detect potential differences in the type of dependence. The small range of temperatures and the low number of call series impeded a statistical comparison among localities based on regression lines. In contrast, the five temperature-independent call parameters (pulses per pulse group, pulse groups per call, call duration, intercall interval, call period; Schneider & Sinsch 1992) were statistically compared by means of a one-way ANOVA for each variable. Grouping of populations was determined by a multiple range test using the Bonferroni method with a confidence interval of 99%.

At the level of species (reference populations and new populations), a principal-component analysis was performed on the matrix of the linear correlation coefficients of all individual variables in order to reduce the amount of information to statistically unrelated factors. The first principal component (PC1) derived from advertisement call data represents the amount of variance caused by temperature, the following ones (PC2/PC3) temperature-independent sources of variation. The influence of temperature on PC1 was assessed by linear correlation and regression analysis for each species, and slopes and intercepts of regression lines were tested for species-specific differences, using the conditional sum of squares. Finally, a discriminant function based on the five temperature-independent variables was obtained to distinguish between *R. ridibunda* and *R. bedriagae* (Schneider & Sinsch 1999); this was used to classify the calls of the frogs of the nine new localities.

Results

Habitats and calling behaviour

The water frogs under study are widely distributed in southern Turkey. They live in all kinds of running and stagnant waters, on the banks of rivers, in little streams, creeks, artificial channels, lakes, pools, artificial water reservoirs, and in swamps or flooded areas rich in vegetation. The coloration of the frogs is highly variable. In many frogs the dorsum is green with irregular dark green spots, while other animals have brown dorsal coloration. The vocal sacs of the males are dark grey or black.

During the time of observation, in May and June, the male frogs exhibited a high level of calling activity. Calling began in the morning, was low or absent during the afternoon, and continued vigorously for several hours after sunset. Advertisement calls, three types of territorial call, and release calls could be heard. Calling activity occurred over a large temperature range. For example, the lowest water temperature at which calling was recorded occurred in the Dimçayı which flows from a mountain source high in the Taurus Mountains Range. Here the males called at water temperatures as low as 13.3°C. In contrast, frogs in a pond at the outskirts of Alanya at the southern coast, frogs called at water temperatures as high as 33.5°C.

Statistical evaluation of advertisement calls

The advertisement calls exhibit a typical structure. The main feature is that they are made up of pulse groups (Fig. 2). Depending on the ambient water temperature several call parameters change dramatically. As the oscillograms show, at low water temperatures the pulses of the pulse groups as well as the pulse groups are clearly recognizable because the repetition rate of the pulses is low and long intervals separate the pulse groups. At high temperatures the pulse-repetition rate is high resulting in short pulse groups, and the intervals between the pulse groups are very short (Fig. 2).

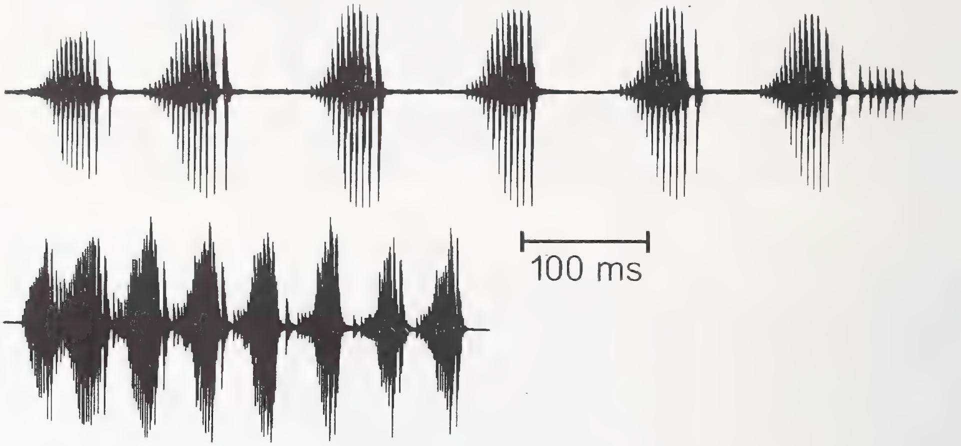


Fig. 2. Oscillograms of two advertisement calls recorded at 13.3°C (top) and 24.5°C (bottom) water temperature.

Previous analyses of the advertisement calls of *R. bedriagae* and *R. ridibunda* demonstrated that the call variables of pulse groups per second, duration of pulse groups, interval between pulse groups and period of pulse groups significantly varied with the ambient temperature (Schneider & Sinsch 1992, 1999). This was also true for the water frog populations in this study (Fig. 3). In any population with call recordings at different temperatures, the expected positive or negative correlation of each call variable with temperature was obvious, e.g. in the populations 1 (Yakaköy), 6 (Örenbucaği) and 9 (Ereğli).

The five temperature-independent call variables showed geographical trends in some cases (Fig. 4). There was a slight local variation in the number of pulse groups per call (ANOVA, P=0.019), but following Bonferroni correction of confidence intervals all populations formed one homogeneous group (Multiple range test, P>0.05). In contrast, populations considerably differed in the number of pulses per pulse group from west to east (ANOVA, P<<0.0001). The multiple range test resolved three distinct groups (significance level: P<0.05): calls recorded at Yakaköy formed the

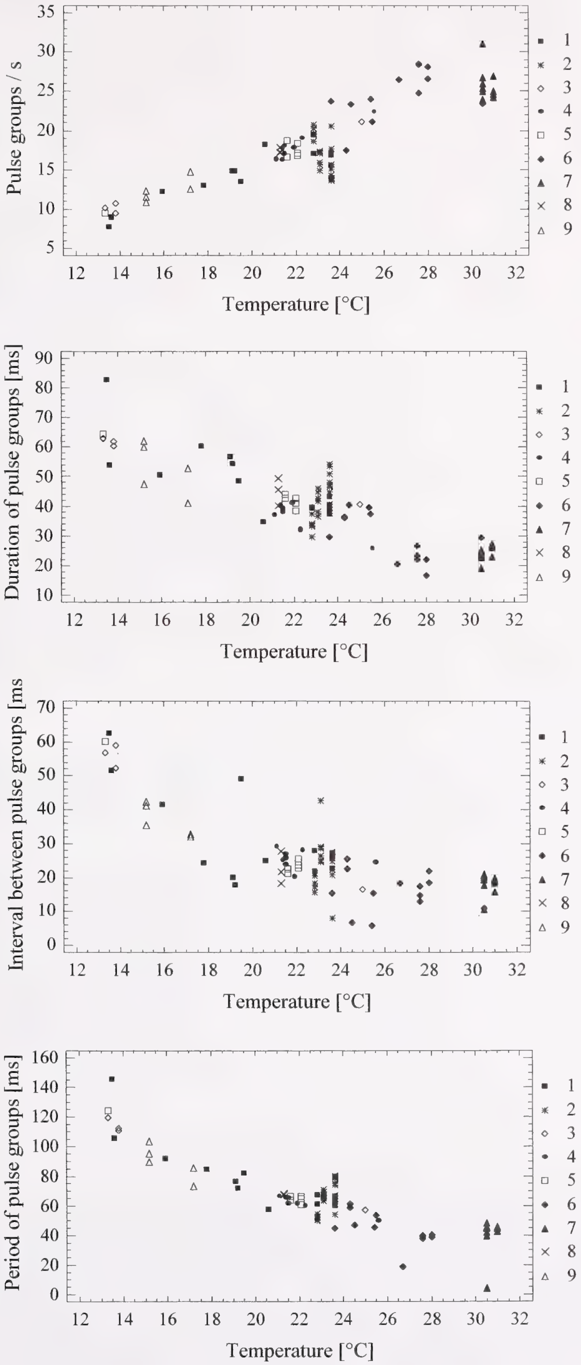


Fig. 3. Temperature dependence of four advertisement call variables in nine water frogs populations in Turkey. The geographical distribution of localities is shown in Fig. 1.

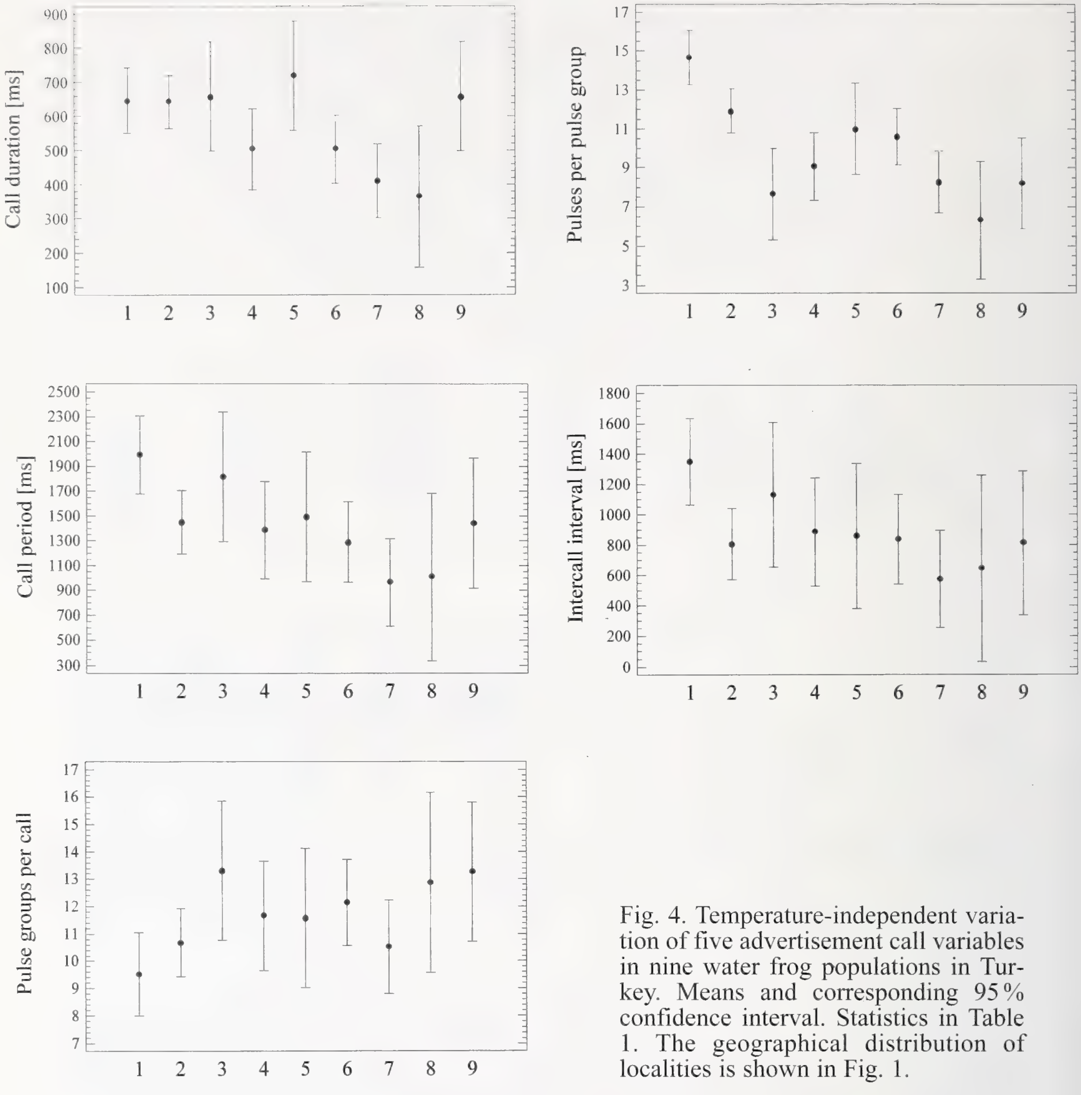


Fig. 4. Temperature-independent variation of five advertisement call variables in nine water frog populations in Turkey. Means and corresponding 95% confidence interval. Statistics in Table 1. The geographical distribution of localities is shown in Fig. 1.

first group, those recorded at Eğirdir the second one, and the calls recorded at the other seven sites the third homogeneous group. The call duration did not show a clear geographical trend, but differed locally (ANOVA, P=0.0001). Two homogeneous groups were detected, one with a mean call duration of 500 ms or less, the second with 640 ms or more (Multiple range test, P<0.05). The intercall intervals were very variable within each population and also between populations (ANOVA, P=0.007). Therefore, there were no well-resolved groups. Only population 1 (Yakaköy) significantly differed from 2 (Eğirdir) and 7 (Taşucu; Multiple range test, P<0.05). Due to the pattern of variation in call duration and intercall interval, the call period also failed to show interpretable geographical trends, but differed locally (ANOVA, P=0.0003). Again, the only significant differences detected were between population 1 (Yakaköy) on one side and 6 (Örenbucaği) and 7 (Taşucu; Multiple range test, P<0.05) on the other side.

Taxonomic identification of advertisement calls

The univariate analyses of nine call variables provided evidence that there is local variation of call structure among the nine populations studied. However, variation did not reach a level that would suggest the presence of different taxa within these populations of water frogs. Therefore, we pooled all data and used multivariate analyses to compare this sample with those of *R. bedriagae* and *R. ridibunda* (Schneider & Sinsch 1999). Principal component analysis of the complete data set (9 call variables + temperature, 516 observations) showed that a significant influence of temperature on the call structure was represented in component 1 (Table 1, Fig. 5). The comparison of the linear regression models describing the temperature dependence of call structure revealed that the regression line obtained for the new populations significantly differed from that calculated for *R. ridibunda*, but was indistinguishable from that calculated for *R. bedriagae* (Tab. 2).

With respect to the temperature-independent component of call structure we used the discriminant function which significantly distinguishes between *R. bedriagae* and

Table 1: Principal component analysis of the pooled data set (9 call variables + temperature) on the advertisement calls recorded in Turkey for this study (N=78), and the reference calls of *R. bedriagae* (N=217) and of *R. ridibunda* (N=221, see Schneider and Sinsch, 1999).

a) Principal components extracted (eigenvalue > 1):

Component Number	Eigenvalue	Percent of Variance	Cumulative Percentage
1	6.03	60.3	60.3
2	1.62	16.2	76.6
3	1.03	10.3	86.8

b) Component weights:

	PC 1	PC 2	PC 3
temperature	+0.3491	+0.0305	+0.1503
pulse groups/s	+0.3844	+0.1014	+0.1688
duration of pulse groups	–0.3693	–0.1537	–0.0328
interval between pulse groups	–0.3492	+0.0037	–0.1903
period of pulse groups	–0.3905	–0.0718	–0.1302
number of pulse groups/call	+0.2107	+0.5475	–0.3562
pulses/pulse group	–0.2982	–0.2708	+0.1105
call duration	–0.2181	+0.4444	–0.5069
intercall interval	–0.2431	+0.3974	+0.6069
call period	–0.2820	+0.4812	+0.3608

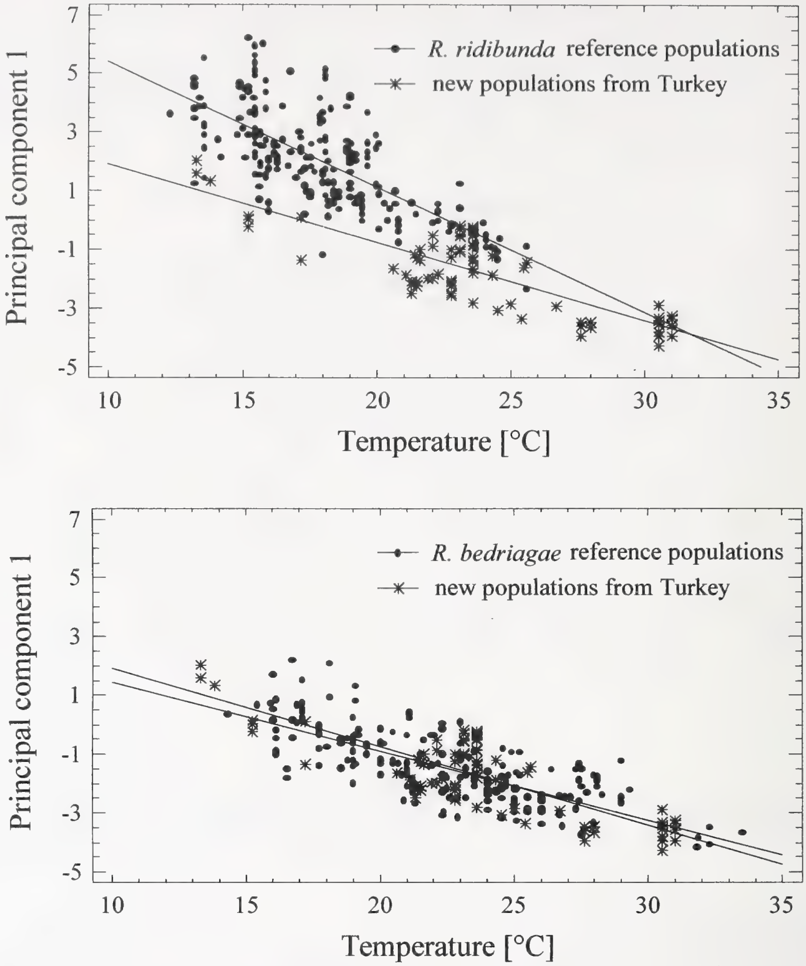


Fig. 5. Temperature-dependent advertisement call variation (presented as principal component 1 based on nine call variables, Table 1) in nine water frog populations from Turkey in comparison to that of *Rana ridibunda* (top) and *R. bedriagae* (bottom) reference populations. Regression lines significantly differed between *R. ridibunda* and the new populations with respect to slopes and intercepts, but not between *R. bedriagae* and the new populations (Table 2).

R. ridibunda (Schneider & Sinsch 1999) to compute the discriminant scores for the new populations from Turkey. The range of discriminant scores for this group completely overlapped with that of *R. bedriagae*, whereas 82 % of scores fell outside the range of *R. ridibunda* (Fig. 6). Still, medians of the frequency distribution also differed between the new populations and *R. bedriagae* (u-test: P<0.01) reflecting the local call variations already detected in the univariate analyses.

Table 2: Statistical comparison of linear regression models which describe the influence of temperature on principal component 1, i.e. the temperature-dependent component of the advertisement call structure (Fig. 6).

a) Linear regression models:

Group	slopes ± SE	intercepts ± SE	R^2
R. ridibunda	–0.48±0.03	10.74±0.49	59.1 %
R. bedriagae	–0.30±0.01	5.26±0.29	72.2 %
New populations	–0.33±0.02	6.04±0.47	78.8 %

b) Two groups (*R. ridibunda*, new populations) comparison using ANOVA:

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Temperature	1369.47	1	1369.47	1250.32	<<0.0001
Intercepts	93.52	1	93.52	85.39	<<0.0001
Slopes	17.58	1	17.58	16.05	0.0001
Model	1480.57	3			

c) Two groups (*R. bedriagae*, new populations) comparison using ANOVA:

Source	Sum of Squares	Df	Mean Square	F-Ratio	P-Value
Temperature	466.71	1	466.71	852.02	<<0.0001
Intercepts	0.17	1	0.17	0.31	0.58
Slopes	0.99	1	0.99	1.80	0.18
Model	467.86	3			

Discussion

The results of the statistical calculations indicate that the advertisement calls of the water frogs living at nine sites in the south of Turkey constitute a uniform sample. It follows that these frogs belong to a single taxon. Furthermore, the statistical results also demonstrate that these frogs represent Levantine frogs, *R. bedriagae*, because their advertisement calls are consistent with those of the Levantine Frogs in the immediate vicinity of Damascus, the type locality of *R. bedriagae*, as well as with those of the Levantine frogs in Israel, the Nile delta and five sites in Turkey (Nevo & Schneider 1983, Schneider & Sofianidou 1985, Akef & Schneider 1989, Schneider & Sinsch 1992, 1999, Schneider et al. 1992, Schneider 1997a, 1999a).

The identification of the water frogs in the Middle East as *R. bedriagae* and the conclusion that they are distinct from *R. ridibunda* are based not only on the advertisement calls but also on the results of allozyme analyses (Sinsch & Eblenkamp 1994) and of morphometric investigations (Sinsch & Schneider 1999). Morphometric examination of frogs from several sites in Syria and Jordan indicates that the range of *R. bedriagae* includes all of Syria and Jordan.

The new bioacoustic studies in the south of Turkey expand the range of *R. bedriagae* still further, beyond the localities already known in this country: İzmir, Dalaman, Karpuz Çayı at Haciobaşi, Alanya, Beyşehir Gölü. Although no reliable

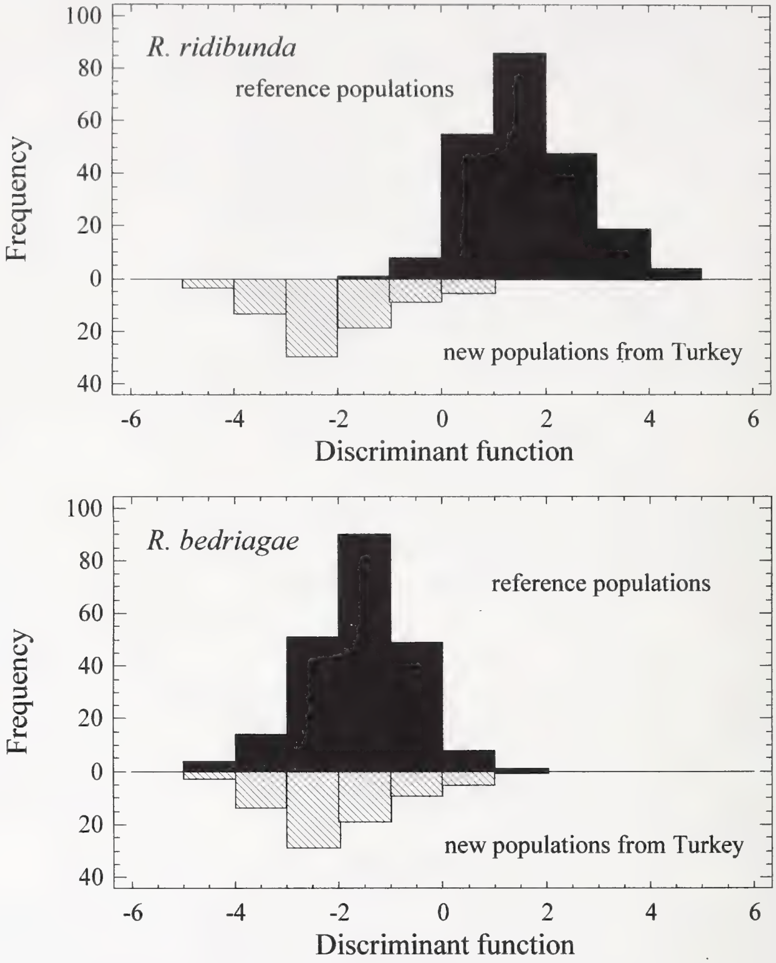


Fig. 6. Temperature-independent advertisement call variation in nine water frog populations from Turkey in comparison to that of *R. ridibunda* (top) and *R. bedriagae* (bottom) reference populations. Data are presented as frequency histograms (class width: 1 unit) of discriminant scores which were calculated using the function to distinguish between *R. ridibunda* and *R. bedriagae* (Schneider & Sinsch 1999).

data are available yet for the region between Ereğli, the easternmost site in the new studies, and Syria, it is highly probable that *R. bedriagae* is likewise native to the extreme southeast of Turkey. Recently Franzen & Schmidtler (2000) studied the distribution and ecology of *Triturus vittatus* in southern Turkey; they mentioned that *R. bedriagae* also occurs at some sites, but gave no information that a special method was used to identify this species.

Because all of Turkey was formerly claimed to belong to the range of *R. ridibunda*, the authors of many faunistic, morphological and morphometric studies assumed that they were dealing exclusively with *R. ridibunda*. Having visited 66 islands in the northern Aegean, the Sea of Marmara and the western Black Sea, Baran (1981) reported that *R. ridibunda* was present there in considerable numbers. Yilmaz (1984), during an investigation of the amphibian fauna of Turkish Thrace, found *R. ridibunda* at 59 sites. Arıkan (1990) determined the nuclear DNA content and used morphological and serological methods to identify water frogs from four geographically distant localities of Turkey. With respect to the nuclear DNA content the frogs from Ulubey at the eastern coast of the Black Sea differed from those of the other three localities, the region of the lakes at Beyşehir, the region of Marmara and of Malatya in the central eastern part. All frogs were assigned to *R. ridibunda* assuming that the differences are on the level of populations. According to Baran et al. (1992), *R. ridibunda* occurs along the Black Sea coast between the Sakarya and Yeşılirmak, and according to Kumlutaş et al. (1999), it also lives on the eastern coast of the Black Sea. In addition, Tok (1999) showed that *R. ridibunda* inhabits the Datça peninsula, and Tok et al. (2000) found *R. ridibunda* at Dalaman on the south coast, a locality that according to Schneider & Sinsch (1999) is inhabited by *R. bedriagae*. As Tok et al. (2000) further report, most of the water frogs in this region are distinguished by black and yellow warts on the underside. Such features are also typical of the water frogs near the source of the Sakarya at Çifteler (personal observation). Arikan (1988) established a subspecies of *R. ridibunda*: *Rana ridibunda caralitana* Arıkan, 1988; the type locality is the Beyşehir Gölü. The crucial distinguishing feature of these frogs was the conspicuous orange markings on the ventral parts of the body. *R. r. caralitana* is also found in the Eğirdir Gölü, Suğla Gölü and Çarsamba Suyu, including its tributaries (Atatür et al. 1989/1990) as well as at many sites between Isparta and the Hotamiş lakes (Arikan et al. 1994), at İvriz-Ereğlı (Arikan et al. 1998) and in the Işkli Gölü (Budak et al. 2000). Only very recently did opinion change. Jdeidi et al. (2001) made a morphometric study of water frogs from various regions in Turkey including Beyşehir Gölü and agreed with our conclusion based on bioacoustic and morphometric results (Schneider & Sinsch 1999, Sinsch & Schneider 1999) that *R. bedriagae* occurs in Turkey. With respect to the subspecies *caralitana* Jdeidi et al. (2001) suggest specific status. The advertisement calls of the frogs at Beyşehir Gölü are distinguished by low dominant frequency and differ in this regard from those of the Levantine frogs in other localities – for instance the frogs that live at Alanya (Schneider 1999b). The difference in the spectral composition of the advertisement calls, however, is secondary. The frogs at the Beyşehir Gölü are exceptionally large, and hence the structures involved in generating the calls are large, which causes the sounds to be low-pitched. This size-related effect on the advertisement calls would not suggest a special taxonomic status. The orange coloration on the ventral surface of these frogs is indeed a striking feature. Whether it suffices as a distinguishing characteristic of a subspecies seems questionable, particularly since the coloration of the water frogs in Turkey is extremely variable. It is worth mentioning that Alpagut & Falakalı (1995) analyzed the karyotype of water frogs from Beyşehir and İzmir and found differences in certain chromosomes.

R. bedriagae probably occupies a large part of Turkey, but *R. ridibunda* may also be present. The verified findings of *R. bedriagae* in the southern area of the range previously ascribed to *R. ridibunda* indicate that *R. bedriagae* seems to be a species adapted to high temperatures. One of the main factors responsible for the distribution of the lake frog, *R. ridibunda*, in the northern parts of Europe and Asia is probably that it has adapted to low winter temperatures. This is indicated by the decidedly continental climate in large areas of the range, for example in Armenia and at the type locality Atyrau in western Kazakhstan (Schneider & Egiasarjan 1989, 1991, Schneider 1997b). Further evidence is the fact that *R. ridibunda* lives in Thrace, the eastern province of Greece (Schneider & Sinsch 1992). The climatic conditions here are appreciably less favourable than in the western parts of Greece. Given that *R. ridibunda* is present in the Greek part of Thrace, it seems evident that this species should also be native to neighbouring Turkish Thrace, as Yilmaz (1984) reported. The presence of *R. ridibunda* in Armenia suggests that the range of this species might also extend into the northern and eastern parts of Turkey.

The question of which part of Turkey is occupied by *R. bedriagae* demands further study.

Zusammenfassung

Paarungsrufe von Wasserfröschen wurden an neun Standorten an der Südküste und im Landesinneren der Türkei aufgezeichnet, analysiert und mit denen von *Rana ridibunda* Pallas, 1771, und *R. bedriagae* Camerano, 1882 verglichen. Sowohl die temperatur-abhängigen als auch die temperatur-unabhängigen Merkmale der Paarungsrufe stimmen mit denen von *R. bedriagae* der Typuslokalität Damaskus, Syrien, überein, nicht aber mit denen von *R. ridibunda* der Typuslokalität Atyrau, Kasachstan. Daraus folgt, dass an den ausgewählten Lokalitäten Levantefrösche, *R. bedriagae*, vorkommen.

Literature

Akef, M. S. A., H. Schneider (1989): The eastern form of *Rana ridibunda* (Anura, Ranidae) inhabits the Nile delta. – Zool. Anz. 223: 129–138.

Arıkan, H. (1988): On a new form of *Rana ridibunda* (Anura, Ranidae) from Turkey. – Istanbul Üniv. Fen. Fak. Mec. 53: 81–87.

Arıkan, H. (1990): Morphological and serological investigations on *Rana ridibunda* (Anura, Ranidae) populations. – Doğa – Turk. J. Zool. C 14: 40–83.

Arıkan, H., N. Özeti, I. E. Çevik & M. Tosunoğlu (1994): Distribution of *Rana ridibunda caralitana* (Anura: Ranidae) in the Lakes District. – Turk. J. Zool. 18: 141–145.

Arıkan, H., K. Olgun, I. E. Çevik, & C. V. Tok (1998): A taxonomical study on the *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura: Ranidae) population from İvriz-Ereğli (Konya). – Turk. J. Zool. 22: 181–184.

Alpagut, N. & B. Falakali (1995): Karyotype analysis of two *Rana ridibunda* (Ranidae: Anura) populations in Turkey. – Isr. J. Zool. 41: 523–531.

Atatür, K. M., H. Arikan & A. Mermer (1989–1990): A taxonomical investigation on *Rana ridibunda* Pallas (Anura, Ranidae) populations from the Lakes District-Anatolia. – Istanbul Üniv. Fen. Fak., Biyol. Derg. 54: 79–83.

Baran, İ. (1981): Taxonomische und ökologische Untersuchungen der Herpetofauna von türkischen Inseln. Teil 1. Die Populationen der nördlichen Ägäis, des Marmara Meeres und des Schwarzen Meeres. – Doğa Bilim Derg., Temel Bilim. 5: 155–162.

Baran, İ. (1984): Izmir – Bodrum Arasindaki Adalarimzin Herpetofaunasinin Taksonomik Araştirilmasi. – Doğa Bilim Derg. A 2, 8: 43-52.

Baran, İ. & K. M. Atatür (1998): Turkish Herpetofauna (Amphibians and Reptiles). – Ankara 1998.

Baran, İ., I. Yilmaz, R. Kete, Y. Kumlutaş & H. Durmuş (1992): Herpetofauna of west and middle Black Sea region. – Turk. J. Zool. 16: 275–288.

Başoğlu, M. & N. Özeti (1973): The amphibians of Turkey. – Ege Üniv. Fen Fak. Kitaplar, Serisi No. 50, Izmir.

Bodenheimer, F. S. (1944): Introduction into the knowledge of the Amphibia and Reptilia of Turkey. – Istanbul Üniv. Fen Fak. Mec., Ser. B, 9: 1–78.

Budak, A., C. V. Tok & D. Ayaz (2000): On specimens of *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura: Ranidae) collected from Işıklı Lake (Çivril-Denizli). – Turk. J. Zool. 25: 153–158.

Günther, R (1990): Die Wasserfrösche Europas (Anura – Froschlurche). – A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt.

Günther, R. (1991): Europäische Wasserfrösche (Anura, Ranidae) und biologisches Artkonzept. – Mitt. Zool. Mus. Berlin 67: 39–53.

Günther, R., J. Plötner & I. Tetzlaff (1991): Zu einigen Merkmalen der Wasserfrösche (*Rana* synkl. *esculenta*) des Donau-Deltas. – Salamandra 27: 246–265.

Jdeidi, T., C. C. Bilgin & M. Kence (2001): New localities extend the range of *Rana bedriagae caralitana* Arikan, 1988 (Anura: Ranidae) further west and suggest specific status. – Turk. J. Zool. 25: 153–158.

Joermann, G., İ. Baran & H. Schneider (1988): The mating call of *Rana ridibunda* (Amphibia: Anura) in Western Turkey: Bioacoustic analysis and taxonomic consequences. – Zool. Anz. 220: 225–232.

Kasparek, A. & M. Kasparek (1990): Reiseführer Natur Türkei. – BLV Verlagsgesellschaft mbH, München, Wien, Zürich.

Kaya, U. (1996): Osteological comparison between *Rana ridibunda* (Anura: Ranidae) and some related species. – Turk. J. Zool. 20: 197–208.

Kumlutaş, Y., M. Tosunoğlu & B. Göçmen (1999): Morphological investigation of *Rana ridibunda* (Anura: Ranidae) populations in the Black Sea region. – Turk. J. Zool. 23: 801–806.

Leviton, A. E., S. C. Anderson, K. Adler & S. A. Minton (1992): Handbook to Middle East Amphibians and Reptiles. – Soc. Study Amph. Rept., Oxford, USA.

Mertens, R. (1952): Amphibien und Reptilien aus der Türkei. – Istanbul Üniv. Fen Fak. Mec., Ser. B, 17: 41–75.

Nevo, E. & H. Schneider (1983): Structure and variation of *Rana ridibunda* mating call in Israel (Amphibia: Anura). – Isr. J. Zool. 32: 45–60.

Nevo, E. & M. G. M. Filippucci (1988): Genetic differentiation between Israeli and Greek populations of marsh frog *Rana ridibunda*. – Zool. Anz. 221: 418–424.

Schneider, H. (1997a): Calls and reproductive behaviour of the water frogs of Damascus, Syria (Amphibia, Anura: *Rana bedriagae* Camerano, 1882). – Zool. Middle East 15: 51–66.

Schneider, H. (1997b): Rufverhalten und Rufe der Seefrösche, *Rana ridibunda* Pallas, 1771, in West-Kasachstan. – Herpetofauna 19: 25–34.

Schneider, H. (1999a): Calls of the Levantine frog, *Rana bedriagae,* at Birket Ata, Israel (Amphibia: Anura). – Zool. Middle East 19: 101–116.

Schneider, H. (1999b): Contributions of bioacoustics to the taxonomy of palearctic water frogs. – Contrib. Zoogeogr. Ecol. Eastern Med. Region 1: 217–220.

Schneider, H. & E. M. Egiasarjan (1989): Bioacoustic investigations of lake frogs (Ranidae: *Rana ridibunda*) in Armenia as a contribution to the study of distribution of the eastern form. – Biol. J. Armenia 42: 926–935.

Schneider, H. & E. M. Egiasarjan (1991): The structure of the calls of Lake frogs (*Rana ridibunda*: Amphibia) in the terra typica restricta. – Zool. Anz. 227: 121–135.

Schneider, H. & U. Sinsch (1992): Mating call variation in lake frogs referred to as *Rana ridibunda* Pallas, 1771. – Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch. 30: 297–315.

Schneider H. & U. Sinsch (1999): Taxonomic reassessment of Middle Eastern water frogs: Bioacoustic variation among populationes considered as *Rana ridibunda*, *R. bedriagae* or *R. levantina*. – J. Zool. Syst. Evol. Res. 37: 57–65.

Schneider, H. & T. S. Sofianidou (1985): The mating call of *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) in northern Greece as compared with those of Yugoslavian and Israeli populations: proposal of a new subspecies. – Zool. Anz. 214: 309–319.

Schneider, H., U. Sinsch & E. Nevo (1992): The lake frogs in Israel represent a new species. – Zool. Anz. 228: 97–106.

Schneider, H., U. Sinsch & T. S. Sofianidou (1993): The water frogs of Greece – bioacoustic evidence for a new species. – Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch. 31: 47–63.

Sinsch, U. & B. Eblenkamp (1994): Allozyme variation among *Rana balcanica*, *R. levantina* and *R. ridibunda* (Amphibia: Anura): Genetic differentiation corroborates the bioacoustically detected species status. – Z. Zool. Syst. Evol.-Forsch. – 32: 35–43.

Sinsch, U. & H. Schneider (1999): Taxonomic reassessment of Middle Eastern water frogs: Morphological variation among populations considered as *Rana ridibunda*, *R. bedriagae* or *R. levantina*. – J. Zool. Syst. Evol. Res. 37: 67–73.

Tok, C. V. (1999): A morphological investigation on the anuran species of the Reşadiye (Datça) peninsula (Anura: Bufonidae, Hylidae, Ranidae). – Turk. J. Zool. 23: 565–581.

Tok, C. V., Atatür, K. M. & D. Ayaz (2000): Morphological characterisation of a population of *Rana ridibunda* Pallas, 1771 in the Dalaman area, Turkey. – Zool. Middle East 20: 47–54.

Yilmaz, İ. (1984): A morphological and taxonomical investigation of Thracean Anurae. – Doğa Bilim Derg., Seri A2, 8: 244–264.

Prof. Dr. Hans Schneider, Institut für Zoologie, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloss, D-53115 Bonn, Germany. E-Mail: dr.schneider@gmx.net – Prof. Dr. Ulrich Sinsch, Institut für Biologie, Universität Koblenz-Landau, Rheinau 1–4, D-56075 Koblenz, Germany. E-Mail: sinsch@uni-koblenz.de

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 49–65	Bonn, Dezember 2001

Revision of Afrotropical *Monolepta* Chevrolat, 1837 (Coleoptera: Chrysomelidae, Galerucinae) Part II: Species with red elytra, pronotum and head, with descriptions of new species*

Thomas Wagner

Abstract. Material of Afrotropical *Monolepta* Chevrolat, 1837 with entirely red dorsum is revised. The coloration is yellowish red, carmine red, or, in some species, elytra are entirely reddish brown or at least the elytral disc is reddish brown while the elytral margins are paler red. Material of *Monolepta marginella* Weise, 1903, *Monolepta miltinoptera* Weise, 1909, *Monolepta castaneipennis* Laboissière, 1940a, and *Monolepta flavipes* Laboissière, 1939, species wich are mainly distributed in Eastern Africa, is revised. Three new species are described: *Monolepta sonsoensis* sp. n. from Uganda and Eastern Congo, *Monolepta ivorensis* sp. n. from Ivory Coast and Ghana, and *Monolepta clasnaumanni* sp. n. from Uganda and Kivu. A distribution map and an identification key for these seven species are given.

Key words. Afrotropis, Coleoptera, taxonomy, new species, redescription, biogeography.

Introduction

A revision of the Afrotropical "Monoleptites" sensu Wilcox (1973) was started recently (Wagner 1999). Since there were too many species to deal with in one publication, species were assigned to groups on base of their coloration, and results were presented in a series of papers (Wagner 2000a, b, in press). The assignment to colour pattern usually does not reflect the phylogenetic relationship of the species.

Herein, material of Afrotropical *Monolepta,* which have red elytra, prothorax, head and abdomen in common, is revised. The coloration of the dorsum is yellowish red, carmine red, or brownish red. One species has the head reddish brown, others have reddish brown elytra, or only the disc of elytra is reddish brown and the elytral margins are paler red. Legs and antennae are usually yellow, in one species antennal articles four to eleven are brownish, in some specimens of other species, the last antennal articles are brown or black.

Since several other Galerucinae species possess an entirely red coloration, it is necessary to clarify the assignment to *Monolepta*. Species belonging to this genus are characterized by having:

---

* 7th contribution to the taxonomy and phylogeny of Afrotropical Galerucinae.

– antennal articles 2 and 3 of approximately same length (usually less than 20% difference in length of both articles; occasionally length more different, see *M. clasnaumanni* sp. n.);
– pronotum rectangular, transverse (ratio length to width: 0.53–0.70), lacking depressions;
– median lobe elongated, or dorsoventrally slightly curved, bilateral-symmetric without any incisions at apex or at apex of tectum, and symmetrically arranged endophallic armatures, usually with three distinct types of spiculae;
– spermatheca of distinct shape (Figs 3, 9, 14 ff.), two pairs of well sclerotized bursa-sclerites, dorsal and ventral pair of different size and shape.

There were some other Afrotropical species of the Galerucinae with entirely red coloration which were originally described in or later transferred to *Monolepta*. Especially the examination of genitalic characters reveals that these species do not belong to *Monolepta* and need to be transferred to other taxa. These species are:
– *Galeruca foveata* Olivier, 1807 = *Monolepta foveata* (Olivier, 1807) = *Monoleptocrania foveata* (Olivier, 1807)
– *Monolepta apicicornis* Thomson, 1858
– *Galleruca cavifrons* Thomson, 1858 = *Monolepta cavifrons* (Thomson, 1858)
– *Luperodes rufus* Harold, 1877 (cf. Weise 1909, Wilcox 1973)
– *Monolepta mombonensis* Weise, 1903
– *Monolepta backiaeae* Laboissière, 1940b
– *Monolepta cava* Aslam, 1968 = *Monolepta excavata* Bryant, 1952

Material and methods

A standard set of figures is given for each species. These are illustrations of the coloration (dorsal view), including the right antenna, where black or dark brown coloration is indicated by black, yellow coloration by white, red coloration by dot-shading, and reddish brown or brown by black shading. The basal four antennal articles (if available) of two different males and females, dorsal and lateral view of median lobe including endophallic structures, and ventral view of median lobe without endophallic structures (for classification see Wagner 2000a), the spermathecae of three different females, and bursa-sclerites of one female are figured.

Morphometric measurements were carried out for external characters. Absolute measurements are: Total length from clypeus to apex of elytron, length of elytron, width of both elytra, and width of pronotum. Relative measurements are: Length to width of pronotum, length of elytron to maximal width of both elytra, length of antennal articles 2 to 3, length of articles 3 to 4. Number of specimens measured is given in the description under "total length".

The subsequent descriptions are based on labelled specimens from the following collections: The Natural History Museum, London (BMNH; S. Shute, M. Brendell, M. Cox); Institut Royal des Sciences Naturelle de Belgique, Brussels (IRSNB; M. Cludts); Musée National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN; N. Berti); Museum für Naturkunde der Humboldt Universität zu Berlin (MNHU; H. Wendt, M. Uhlig); Musée Royal d'Afrique Centrale, Tervuren (MRAC; M. De Meyer, E. De Coninck); National Collection of Insects, Pretoria (NCIP; B. Grobbelaar); National Museums of Kenya, Nairobi (NMK; M. Mungai, K. Maes); Transvaal Museum, Pretoria (TMSA, S. Gusemann); (Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK); Zoological Museum University of Copenhagen (ZMUC; M. Hansen); Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Hamburg (ZMUH; R. Abraham).

The name "Congo" is used throughout the manuscript for the "Democratic Republic of Congo".

Descriptions

Monolepta marginella Weise, 1903

Lectotypus: ♀ "Mombo, 7.99" (MNHU); Tanzania (4.54S/38.18E). This designation.

Paralectotypus: 1♀, same data (MNHU). This designation.
A holotype was indicated neither in the original publication nor on the labelled material.

Other material revised: **Kenya:** 1, Taveta, 3.23S/37.40E, 1904, Ch. Alluaud (IRSNB). – **Mocambique:** 1, Delagoabai, 25.59S/32.25E (MNHU); 1, Porto Amelia, 13.00S/40.30E, on Cashew tree, IV.1968 (BMNH). – **South Africa:** 4, Zululand, Lake St. Lucia, 28.22S/32.25E, XII.1975, at black ligth, S. Endrödy-Younga (4 TMSA, 1 ZFMK); 2, Natal, Cape Vidal, 28.10S/32.32E, I.1981, R. G. Oberprieler (NCIP); 1, Lake Sibaya E shore, 27.22S/32.43E, I.1981, R. G. Oberprieler (NCIP); 1, Cape Vidal, XI.1986, D. D.'Hotman & A. Nel (NCIP); 1, Transvaal, Duiwelskloof, 23.42S/30.06E, I.1987, V. M. Uys (NCIP); 1, Lapalala N. Res., 23.51S/28.17E, I.1987, B. Grobbelaar (NCIP); 4, Transvaal, Nelspruit Nat. Res., 25.29S/30.55E. XII.1988, "beating", S. Endrödy-Younga (4 TMSA, 1 ZFMK); 10, Natal, Itala Game Res., 27.50S/31.33E, I.1994, XI.-XII.1995, F. Koch/U. Göllner/M. Uhlig (7 MNHU, 3 ZFMK); 1, Natal, Sodwana Bay NP, 27.60S/32.80E, F. Koch (MNHU); 8, Transvaal, Blyderivierspoort Nat. Res., 24.66S/30.80E, XII.1995, F. Koch (6 MNHU, 2 ZFMK); 1, Kwazulu-Natal, St. Lucia Park, Cape Vidal, 28.13S/32.55E, F. Koch (MNHU). – **Tanzania:** 1, Zanzibar, 6.10S/39.12E, Raffray (MNHN); 1, Zanzibar, Mhonda Ouzigoua, 6.07S/37.36E, A. Hacquard Mis. Ap. 1979 (MNHN); 1, Zanzibar, Chwaka, 6.10S/39.26E, 1951, N. L. H. Kraus (BMNH); 1, Lushoto, 4.42S/38.29E, 1650–1730 m, VII.1995, uv-light trap (ZMUC); 23, Tanga, Muheza distr., Kwamgumi For. Res.,170–220 m, 4.90S/3865E, VII.1995, uv-light (2 BMNH, 2 IRSNB, 2 MNHN, 2 MNHU, 2 MRAC, 4 ZFMK, 9 ZMUC); 24, Iringa, Mufindi Distr., Uzunga Scarp For. Res., 750 m, 8.50S/35.70E, III.1996, canopy fogging, McKamey et al. (10 ZFMK, 14 ZMUC).

Diagnosis: *Monolepta marginella* is on average the smallest species of this group. However, some large specimens can be of same length as *M. sonsoensis* sp. n. (see below). Both species are characterized by reddish brown colour on the elytral disc and broad red elytral margins, but elytral disc in *M. marginella* often very dark brown or even black (Fig. 1b), while *M. sonsoensis* sp. n. without black elytral disc. In *M. marginella* antennal articles 2 and 3 are on average longer and slenderer, and usually the last two articles are entirely black. The most significant external character to distinguish both species is colour and size of the antennal setae (see below). Other species similar to *M. marginella* see also under *M. sonsoensis* sp. n.

Redescription:

Total length: 3.00–4.40 mm (mean: 3.77 mm; n = 10).

Head: Red, clypeus yellowish red or red, labrum yellow or red (Fig. 1). Antennae yellow to reddish yellow, in specimens from Tanzania usually last two articles black, article 9 black towards apex (Fig. 1a), in specimens from South Africa usually last three antennal articles black (Fig. 1b). Antennae long, articles 4 to 10 elongated, 2.5 to 3 x longer than wide at distal end. In females antennal article 2 usually shorter than 3, in males roughly of same length. Length of antennal articles 2 to 3: 0.87–0.95 (mean: 0.91), length of articles 3 to 4: 0.47–0.54 (mean: 0.51; Fig. 2). Articles 4 to 11 with very fine, yellow setae (Fig. 2a).

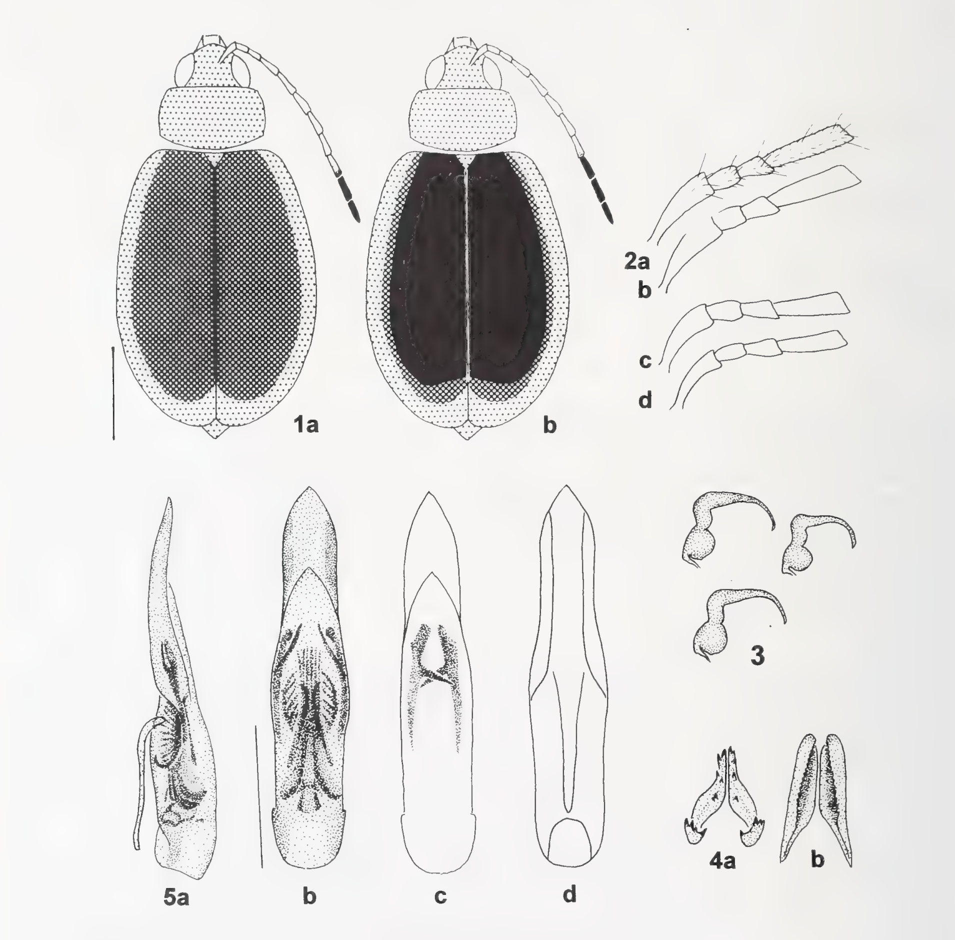
Thorax: Prothorax red. Pronotal width: 0.95–1.40 mm (mean: 1.16 mm), ratio length to width: 0.58–0.61 (mean: 0.60). Elytral length: 2.60–3.45 mm (mean: 2.90 mm), and width of both elytra: 1.50–2.90 mm (mean: 2.07 mm), ratio length of elytron to maximal width of both elytra: 0.68–0.73 (mean: 0.71). Disc of elytra dark reddish brown or black, lateral and apical margin, including epipleurae red (Fig. 1). Scutellum red. Meso- and metathorax red or pale brownish-red. Legs yellow to pale brownish-yellow.

Abdomen: Red to pale brownish-red.

Female genitalia: Nodulus of spermatheca small, middle part and cornu long, slender (Fig. 3), dorsal part of bursa-sclerites curved, slender, with enlarged, spiny base (Fig. 4a), ventral part elongated, with small spines at outer margin (Fig. 4b).

Male genitalia: Median lobe broad, parallel, slightly enlarged in the middle, apical part dorso-ventrally compressed, with ridge in the middle (Fig. 5); in specimens from South Africa and some from Tanzania median lobe slenderer (Fig. 5c). Tectum very broad, short, ventral groove as in Fig. 5d. Lateral spiculae very large, medially with long spiny appendix (Fig. 5b); this appendix shorter and transverse in specimens from South Africa and some from Tanzania (Fig. 5c). Six to eight slender median spiculae, two of them shorter, broader and apically with short hook; ventral spiculae large (Fig. 5b).

Distribution: Few specimens known from central Kenya, Zanzibar, continental Tanzania southwards to Mocambique and eastern Natal (Fig. 6).



Figs 1–5. *Monolepta marginella* Weise, 1903. – 1a, b: colour pattern; 2: basal antennal articles (a, b: ♂, a showing the fine setae; c, d: ♀); 3: three different spermathecae; 4: bursa-sclerites (a: dorsal, b: ventral); 5: median lobe: lateral (a); dorsal (b); dorsal, showing different type of lateral spiculae (c); ventral, without endophallic structures (d). Scale for colour pattern different from same scales for basal antennal articles and genitalic characters: each 1 mm. Same for all following figures.

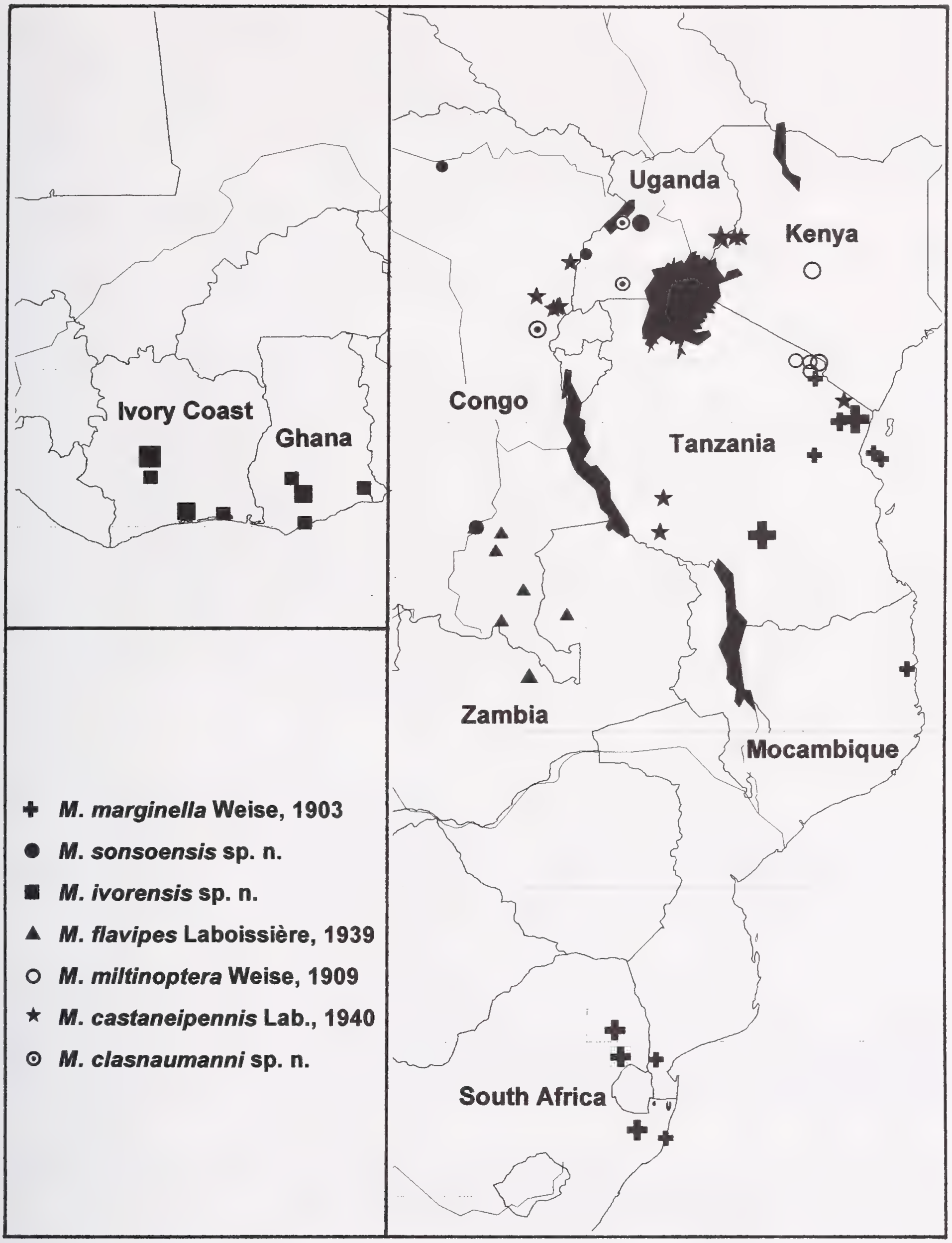

Ivory Coast
Ghana
Uganda
Kenya
Congo
Tanzania
Zambia
Mocambique
South Africa
✚ M. marginella Weise, 1903
● M. sonsoensis sp. n.
■ M. ivorensis sp. n.
▲ M. flavipes Laboissière, 1939
○ M. miltinoptera Weise, 1909
★ M. castaneipennis Lab., 1940
⊙ M. clasnaumanni sp. n.

Fig. 6. Distribution of Afrotropical *Monolepta* species with entirely red coloration. Signatures of different size: classes for 1, 2–4, 5–9 specimens per location.

Monolepta sonsoensis sp. n.

Holotype: ♂ "Uganda, Distr. Masindi, Budongo Forest nr. Sonso, 1°45'N/31°35'E, Th. Wagner leg. VII.95" (ZFMK).

Paratypes: **Congo:** 2, Parc Nat. Upemba, Georges de la Pelenge, 8.40S/26.50E, 1150 m, VI.1947, Miss. G. F. de Witte (IRSNB); 1, Bambesa, 3.28N/25.43E, X.1937, Vrydagh (MRAC). – **Uganda:** 1, Buamba Forest, Semliki Valley, 0.43N/30.04E, 800 m, XI.1911, S. A. Neave (BMNH); 2, same labels as holotype with additional labels: T.r.11, R.a.2 (ZFMK).

Derivatio nominis: Named after Sonso River, Budongo Forest, Uganda, where several specimens were collected.

Diagnosis: Coloration of *Monolepta sonsoensis* sp. n. is most similar to *M. marginella*, but the latter is much smaller, fourth antennal article is on average only 2 x longer than third in *M. marginella*, but in *M. sonsoensis* sp. n. significantely longer than 2 x. An easily recognizable character to distinguish both species are the antennal setae, which are yellow and fine in *M. marginella* (Fig. 2a), but longer bristly, and brown to black in *M. sonsoensis* sp. n. (Fig. 8a). Furthermore, outline and endophallic armature of the median lobe of both species are very different, while female genitalic characters are very similar. Both species have an enlarged spiny base of the dorsal part of bursa-sclerites, a very rare character in *Monolepta*. *M. sonsoensis* sp. n. can easily be distinguished by coloration from similar syntopic species: *M. alluaudi* Laboissière, 1920 has an entirely yellow head and prothorax; *M. jeanneli* Laboissière, 1920, *M. panicea* Bryant, 1948, *M. constantini* Wagner, 2000a, *M. clarae* Wagner, 2000a, *M. mpangae* Wagner, 2000a, and *M. garambaensis* Wagner, 2000a have red and black coloration on head, pronotum and elytra. Other entirely red *Monolepta* species are: *M. ivorensis* sp. n. which is of same size as *M. sonsoensis* sp. n., but has entirely reddish brown elytra, and is distributed only in West Africa; *M. flavipes*, of same size, but with entirely yellowish red coloration, much shorter basal antennal articles; *M. castaneipennis*, *M. miltinoptera*, and *M. clasnaumanni* sp. n. are much larger.

Description:

Total length: 4.10–4.50 mm (mean: 4.32 mm; n = 4).

Head: Red, clypeus reddish yellow, labrum brownish yellow (Fig. 7). Antennae entirely yellow to reddish yellow, or articles 4 to 11 brown to black, or becoming increasingly brown from article 6 towards apex (as in Fig. 7). Antennae long, articles 4 to 10 elongated, 2.5 to 3 x longer than wide at distal end. Length of antennal articles 2 to 3: 0.92–1.00 (mean: 0.96), length of articles 3 to 4: 0.38–0.44 (mean: 0.40; Fig. 8). Articles 4 to 11 with bristly black setae (Fig. 8a).
Thorax: Prothorax red to yellowish red. Pronotal width 1.20–1.35 mm (mean: 1.29 mm), ratio length to width: 0.56–0.60 (mean: 0.57). Elytral length 2.80–3.50 mm (mean: 3.27 mm), width of both elytra: 2.20–2.50 mm (mean: 2.35 mm), ratio length of elytron to maximal width of both elytra: 0.70–0.74 (mean: 0.72). Disc of elytra reddish brown, broad lateral and apical margin, including epipleurae red (Fig. 7). Elytra coarsely punctured. Scutellum red. Mesothorax yellowish red, metathorax red. Legs yellowish red.

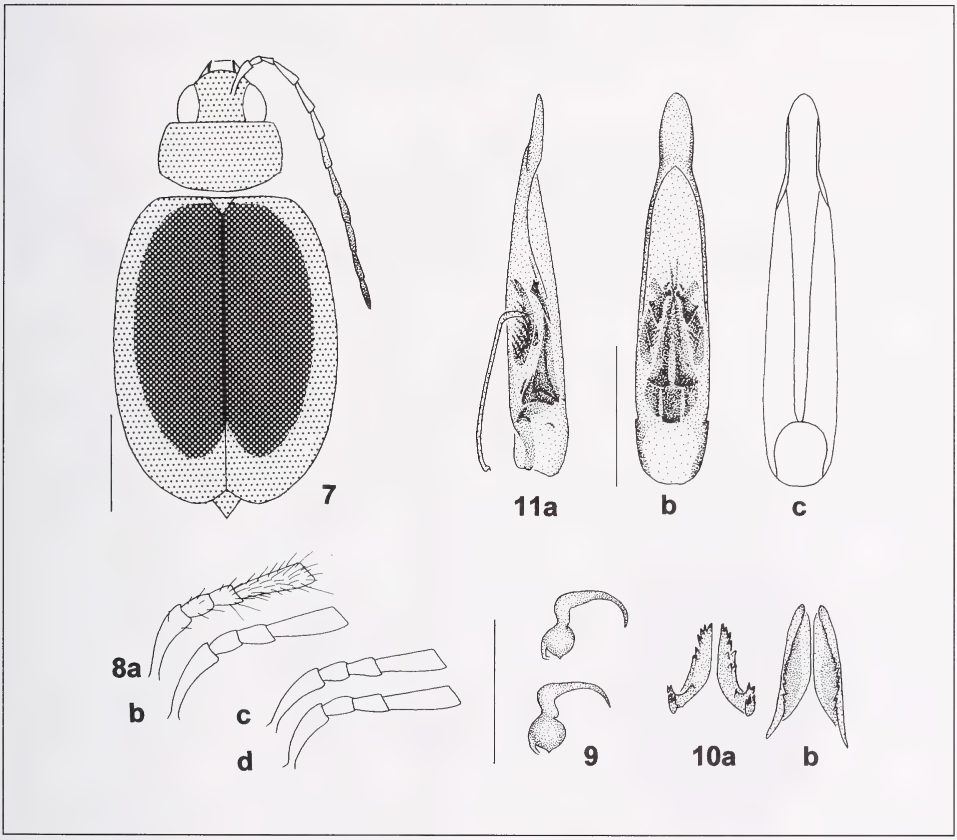
Abdomen: Red.

Female genitalia: Nodulus of spermatheca small, middle part; cornu long, slender (Fig. 9), dorsal part of bursa-sclerites straight, slender, with enlarged, spiny base (Fig. 10a), ventral part elongated, with few large spines at outer margin (Fig. 10b).

Male genitalia: Median lobe broad, strongly narrowed in the apical quarter, at narrowest point with a short ridge at the ventral side (Figs 11a, c). Tectum broad, ventral groove narrow, slightly conical to the orificium (Fig. 11c). Lateral spiculae large, very short, hammer-like (Fig. 11b), two long and apical slender median spiculae, ventral spiculae very large, comb-like with a single but very strong spur at apex (Fig. 11b).

Ecology: *M. sonsoensis* sp. n. was collected by insecticidal fogging from trees of *Rinorea beniensis* (Violaceae) and *Trichilia rubescens* (Meliaceae) in Budongo Forest, Uganda. Trees were of small stature, between 7 to 15 m in height. *M. sonsoensis* sp. n. has probably no foodplant relationship to these tree species.

Distribution: Recorded from forests along the Albertine Rift from Budongo Forest, Uganda, in the north to the Upemba National Park, Congo, in the south (Fig. 6).



Figs 7–11. *Monolepta sonsoensis* sp. n. – 7: colour pattern; 8: basal antennal articles (a: ♂, with bristly setae, b: ♂; c, d: ♀); 9: two different spermathecae; 10: bursa-sclerites (a: dorsal, b: ventral); 11: median lobe: lateral (a), dorsal (b), ventral, without endophallic structures (c).

Monolepta ivorensis sp. n.

Holotype: ♂ "Côte d'Ivorie, Mouyassu, 30 km, E. d'Aloisso, J. Decelle, VI.1961 / Récolté sur cacaoyer" (MRAC). 7.20N/16.30W.

Paratypes: **Ghana:** 1, Takoradi, 5.15N/1.45W, ex coll. Breuning (MRAC); 1, Addah, 6.20N/0.42E (MNHN); 1, Juabin, 6.50N/1.85W, Ashanti, 1916, A. E. Evans (BMNH). – **Ivory Coast:** 2, Amanikro, 6.00N/1.50W, I.–III.1960, E. Lavabre (MNHN); 8, same label as holotype (5 MRAC, 3 ZFMK); 1, Zepraghe-Koffikro, Daloa, 6.56N/6.28W, VI.1961, J. Decelle

(MRAC); 3, Heremankono, au sud de Divo, 5.48N/5.15W, VIII.1961, J. Decelle (2 MRAC, 1 ZFMK); 1, Akoupe, 25 km N d'Abidjan, 5.40N/4.00W, X.1961, J. Decelle (MRAC); 2, Nguessankro, Bougouanou, X.1963, J. Decelle (MRAC).

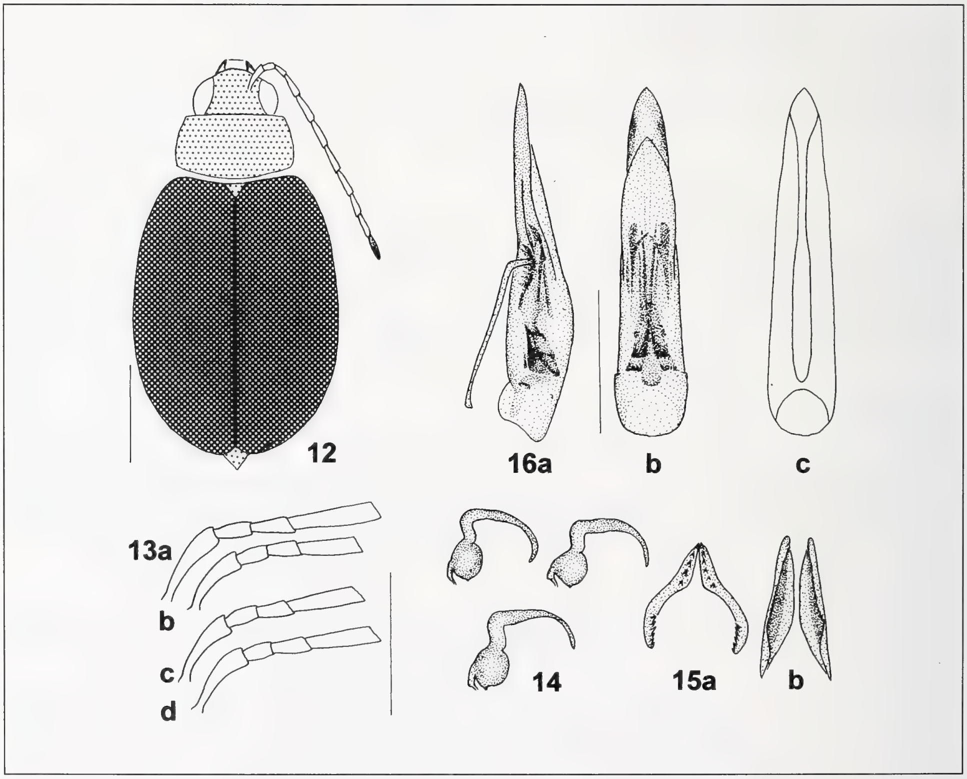
Derivatio nominis: Named after the country where it mainly occurs.

Diagnosis: *Monolepta ivorensis* sp. n. is characterized by usually entirely reddish brown elytra, and red head and pronotum. Other species from West Africa of the same size have paler red elytra, and a yellow head and pronotum like *M. conradi* Jacoby, 1899. *M. panicea* Bryant, 1948, a common *Monolepta* species of Western Africa, usually has black bands or spots on the elytra, is larger, and more coarsely punctured, and its elytra are much slenderer than in *M. ivorensis* n. sp.

Description:

Total length: 3.90–4.40 mm (mean: 4.17 mm; n = 8).

Head: Red, clypeus occasionally yellowish red, labrum yellow (Fig. 12). Antennae entirely yellow or last article brown or black towards apex. Antennae long, articles elongated, very slender, articles 4 to 10 more than 3 x longer than wide at distal end. Third article significantely longer than second, length of antennal articles 2 to 3: 0.84–0.90 (mean: 0.87), length of articles 3 to 4: 0.48–0.55 (mean: 0.51; Fig. 13).



Figs 12–16. *Monolepta ivorensis* sp. n. – 12: colour pattern; 13: basal antennal articles (a, b: ♂; c, d: ♀); 14: three different spermatheca; 15: bursa-sclerites (a: dorsal, b: ventral); 16: median lobe; lateral (a), dorsal (b), ventral, without endophallic structures (c).

Thorax: Prothorax red. Pronotal width 1.10–1.35 mm (mean: 1.21 mm), strongly transverse, ratio length to width: 0.55–0.57 (mean: 0.56). Elytral length 2.90–3.40 mm (mean: 3.17 mm), width of both elytra: 2.05–2.40 mm (mean: 2.30 mm), ratio length of elytron to maximal width of both elytra: 0.69–0.75 (mean: 0.73). Elytra dark reddish brown, and usually only insignificantly paler red at lateral and apical margin (Fig. 12), occasionally the elytra have broader pale red margins and the coloration of the elytra is more like *M. marginella* (Fig. 1). Scutellum red. Meso- and metathorax red or yellowish red. Legs yellow to yellowish red.

Abdomen: Red to yellowish red.

Female genitalia: Nodulus of spermatheca of median size, middle part and especially cornu long, slender (Fig. 14). Dorsal part of bursa-sclerites long, very slender (Fig. 15a), ventral part slender, elongated, undulated at outer margin (Fig. 15b).

Male genitalia: Median lobe broad, slightly conical to apex (Fig. 16), tectum broad, ventral groove narrow, slightly enlarged in the basal half (Fig. 16c). Lateral spiculae large, distally enlarged, with single strong spine towards the middle, four long, slender median spiculae (Fig. 16b), ventral spiculae large, comb-like (Fig. 16a).

Distribution: Most specimens known from Ivory Coast, few from Ghana (Fig. 6).

Monolepta flavipes Laboissière, 1939

Holotype: ♀ “Elende, nov. / Angola, Miss. suisse 1932–1933” (ZMUH).

Other material revised: **Congo:** 1, Elisabethville, II.1911, 11.40S/27.28E, Miss. Agric. (MRAC); Parc Nat. Upemba: 2, Mukana Lusinga, 9.15S/27.12E, 1810 m, V.1945, III.1948, G. F. de Witte (IRSNB, ZFMK); 1, Lusinga, Kamalongiru, 8.56S/27.30E, VI.1945, G. F. de Witte (IRSNB); 1, Mubale-Munte, 8.40S/26.45E, 1480 m, V.1947, Miss. G. F. de Witte (IRSNB); 2 Kundelungu, 10.40S/28.00E, 1750 m, II.1950, N. Leleup (MRAC, ZFMK). – **Zambia:** 4, Lukanga Distr., Lukanga, 13.20S/28.20E, VII.1915, H. C. Dollman (3 BMNH, 1 ZFMK); 1, Lake Bangweulu, Kapola, N. of Kapata, 11.20S/29.40E, X.1946, M. Steele (BMNH).

Diagnosis: Small size, entirely yellowish red coloration, yellow antennae, yellow legs with partly brown femora are distinctive for *M. flavipes*. Most similar is *M. pimenteli* Laboissière, 1939 which is of equal size, but has the elytra and prothorax yellow or reddish yellow, a black head and also antennal articles 4 to 11 black. There are some other species of more yellow coloration described as *Monolepta*, but most of them need to be transferred to other genera. Also some entirely reddish-yellow to red coloured species, primarily described as *Monolepta*, and thus similar to *M. flavipes*, do not belong to this group (see below).

Redescription:

Total length: 3.70–4.50 mm (mean: 4.18 mm; n = 7).

Head: Yellowish red, clypeus and frons slightly paler, labrum yellow, antennae entirely pale yellow (Fig. 17). Antennae long, articles 4 to 10 elongated, about 3 x longer than wide at distal end. Length of antennal articles 2 to 3: 1.00–1.16 (mean: 1.04), length of articles 3 to 4: 0.30–0.40 (mean: 0.37), especially in males fourth article much more than 3 x longer than second article (Fig. 18).

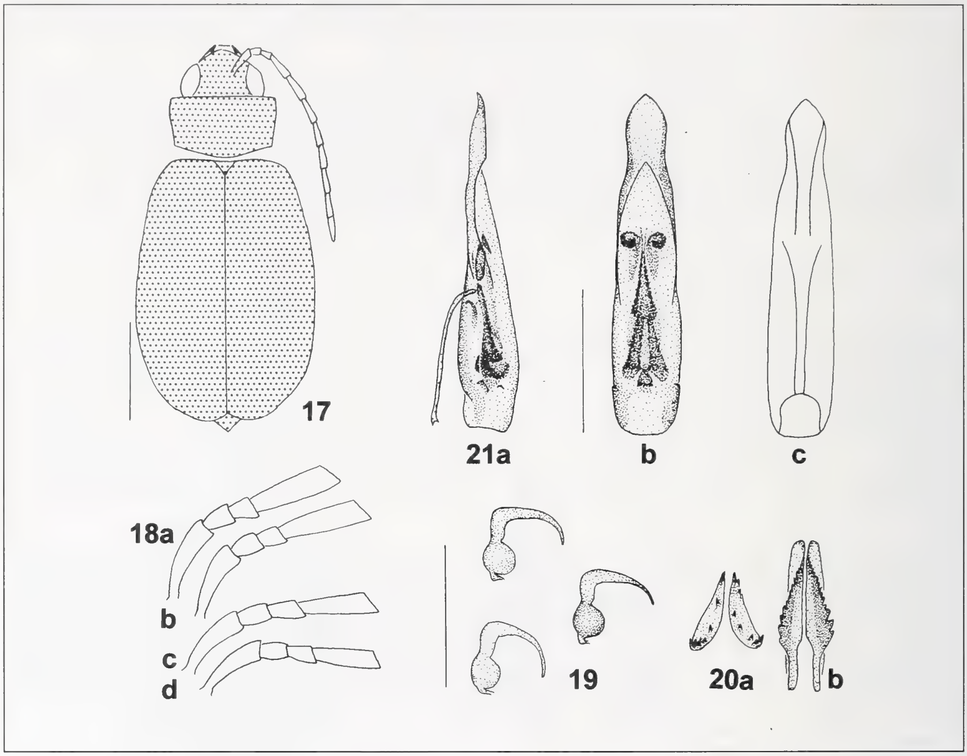
Thorax: Prothorax yellowish red. Pronotal width 1.15–1.40 mm (mean: 1.26 mm), ratio length to width: 0.55–0.61 (mean: 0.58). Elytral length 2.80–3.40 mm (mean: 3.18 mm), width of both elytra: 2.00–2.40 mm (mean: 2.17 mm), ratio length of elytron to maximal width of both elytra: 0.66–0.71 (mean: 0.69). Elytra and scutellum entirely yellowish red (Fig. 17). Meso- and metathorax red, slightly darker than elytra. Legs yellow, proximal three quarters of femora a sharply contrasting yellowish brown to brown to the yellow distal part.

Abdomen: Yellowish red to brownish red.

Female genitalia: Nodulus of spermatheca small, middle part and cornu long, slender (Fig. 19), dorsal part of bursa-sclerites small, slender, with few spines (Fig. 20a), ventral part elongated, slender, with strong spines at outer margin (Fig. 20b).

Male genitalia: Median lobe broad, narrowed in the apical fifth (Fig. 21). Tectum broad, ventral groove not homogeneous, basal half reaching towards outer margin of median lobe, forming a ridge (Figs 20a, c). Lateral spiculae large, short, apically with discoidal, twisted enlargement (Fig. 21b), two very slender median spiculae, ventral spines very small, hardly visible in dorsal view (Fig. 20b).

Distribution: Recorded from Angola, Zambia and southern Congo (Fig. 6).



Figs 17–21. *Monolepta flavipes* Laboissière, 1939. – 17: colour pattern; 18: basal antennal articles (a, b: ♂; c, d: ♀); 19: three different spermathecae; 20: bursa-sclerites (a: dorsal, b: ventral); 21: median lobe; lateral view (a), dorsal (b), ventral, without endophallic structures (c).

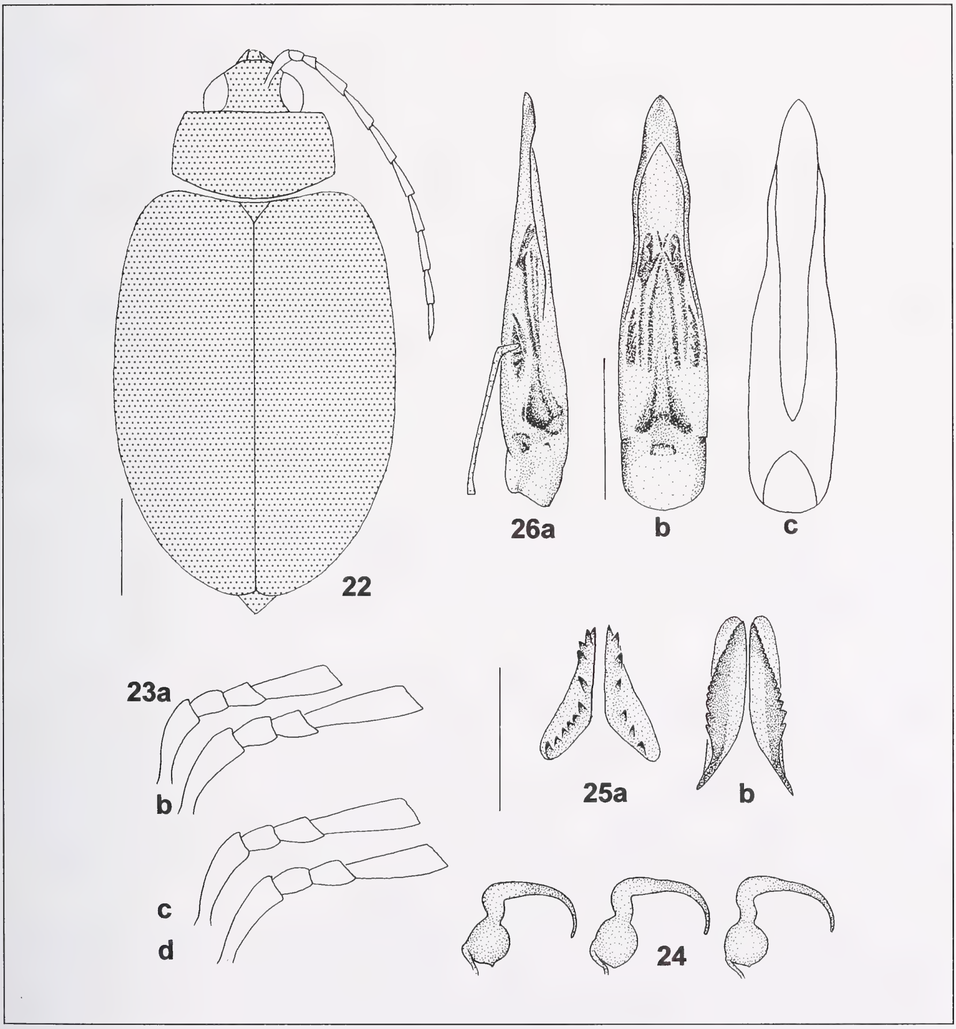
Monolepta miltinoptera Weise, 1909

Holotype: ♂ "Kilimandj., Kibonoto", ex. coll. J. Weise (MNHU). 3.05S/37.20E.

Other material examined: **Kenya:** 2, W. slopes of Mt. Kenya, 0.10S/37.30E, 2000–2600 m, II.1911, S. A. Neave (BMNH, ZFMK). – **Tanzania:** 1, Moschi, 3.20S/37.21E (MNHB); 1, Kilimandjaro, Marangu, 3.00S/37.00E, Zone de Forêts, 1800–2200 m, III.–IV.1912, Alluaud & Jeannel (IRSNB); 1, Kilimandjaro, 3.10S/37.30E, 2800 m, VIII.1954, E. Pinhey (NMK); 2, dto., ex coll. Breuning (MRAC, ZFMK).

Diagnosis: *M. miltinoptera* is most similar to *M. alluaudi*. This species is common in montane areas of Kenya and Tanzania and occurs sometimes syntopicly with *M. miltinoptera*.

M. alluaudi is on average smaller (4.60–5.75 mm), antennal articles are slenderer, prothorax and head are entirely pale yellow. However, at Mt. Kenya few specimens of *M. alluaudi* with reddish yellow prothorax were found, and since the coloration of the prothorax is usually also slightly paler in *M. miltinoptera*, single specimens of both species cannot be distinguished without doubt by their coloration only. Median lobe of *M. alluaudi* is shorter, and more homogeneously conical (Wagner in press), and especially the lateral spiculae do not have an apex as complex as in *M. miltinoptera*. Furthermore, *M. castaneipennis* is similar to *M. miltinoptera* in size, but its coloration is carmine red, and genital characters are very different (see below).



Figs 22–26. *Monolepta miltinoptera* Weise, 1909. – 22: colour pattern; 23: basal antennal articles (a, b: ♂; c, d: ♀); 24: three different spermathecae; 25: bursa-sclerites (a: dorsal, b: ventral); 26: median lobe; lateral view (a), dorsal (b), ventral, without endophallic structures (c).

Redescription:

Total length: 5.30–6.10 mm (mean: 5.78 mm; n = 4).

Head: Red to yellowish red (Fig. 22). Antennae entirely yellow, long, articles 4 to 10 elongated, 3 x longer than wide at distal end. Articles 2 and 3 short, especially in males third article not longer than wide at distal end (Fig. 23). Length of antennal articles 2 to 3: 1.00–1.05 (mean: 1.01), length of articles 3 to 4: 0.32–0.36 (mean: 0.34).
Thorax: Prothorax red to yellowish red. Pronotal width 1.65–1.80 mm (mean: 1.66 mm), ratio length to width: 0.55–0.58 (mean: 0.56). Elytral length 4.50–5.00 mm (mean: 4.85 mm), width of both elytra 3.00–3.50 mm (mean: 3.34 mm), ratio length of elytron to maximal width of both elytra: 0.68–0.71 (mean: 0.69). Elytra homogeneous carmine red. Scutellum red. Meso- and metathorax red or yellowish red. Legs yellow to reddish yellow.

Abdomen: Red.

Female genitalia: Nodulus of spermatheca large, middle part and cornu long and slender (Fig. 24). Dorsal part of bursa-sclerites very large, elongated, with strong spines (Fig. 25a), ventral part large, outer margin strongly serrated (Fig. 25b).

Male genitalia: Median lobe sub-conical, strongly narrowed at apex, and additionally narrowed after the middle (Figs 26b, c), apex of median lobe in lateral view slightly enlarged (Fig. 26a). Tectum long, enlarged beyond apex, ventral groove wide, apical half conical, basal half narrower (Fig. 26c). Lateral spiculae long, with complex enlargement at apex, two long, slender median spiculae, ventral spiculae slender with long, slender spines (Figs 26a, b).

Distribution: Recorded from Mt. Kenya and Mt. Kilimandjaro, and probably restricted to montane forests in Eastern Africa. Type specimen found at 2000 m. The similar, and probably closely related, *M. alluaudi,* and a further species which is to be described as new, are also distributed in East African montane forests (Fig. 6).

Monolepta castaneipennis Laboissière, 1940a

Lectotypus: ♀ "Forêt Mayumbu, 2100 m, Nyamuragira, 14–26–VI–35, de Witte, Parc Nat. Albert" (MRAC). This designation. 1.25S/29.12E.

Paralectotypus: 1 ♀ "Forêt Naysheke, 1820 m, Nyamuragira, 14–26–VI–35, de Witte, Parc Nat. Albert" (ZMUH). This designation. 1.23S/29.19E.
Laboissière (1940) indicated two specimens from Nyamuragira (at the border Rwanda-Congo) as types without indicating a holotype in the museal collection (MRAC) or his private collection (now ZMUH).

Other material revised: **Congo:** 1, Moero, Kasiki, 9.00S/28.45E, VI.1931, G. F. de Witte (MRAC); 1, N. Lac Kivu, Rankwi, 1.30S/29.00E, XI.1947, J. V. Leroy leg. (MRAC). – **Kenya:** 4, S. foot & slopes of Mt. Elgon, 1.00N/34.35S, 1700–1900 m, VI.1911, S. A. Neave leg. (3 BMNH, 1 ZFMK); 1, Kitale, Uasin Gishu, 1.01N/35.01E, 2100 m, 1932–33, C. Arambourg, P. A. Chappuis & R. Jeannel leg. (MNHN); 1, Mt. Elgon, vers est, 1.00N/34.80E, 2100 m, 1932–33, C. Arambourg, P. A. Chappuis & R. Jeannel leg. (MNHN). – **Tanzania:** 1, Lake Rukwa Area, 7.45S/32.50E, IV.1938, D. G. MacInnes leg. (NMK); 1, Mbeya, 8.54S/32.39E, Mt. T.T.(?), 2500 m, V.1938, D. G. MacInnes leg. (NMK); 1, Nyika plateau, 4.30S/38.30E, XII.1977, R. Joque (MRAC). – **Uganda:** 1, Kilembe, 0.20N/29.54E, Ruwenzori, 1500 m, XII.1934–I.1935, B. M. E. Afr. Exp. (BMNH).

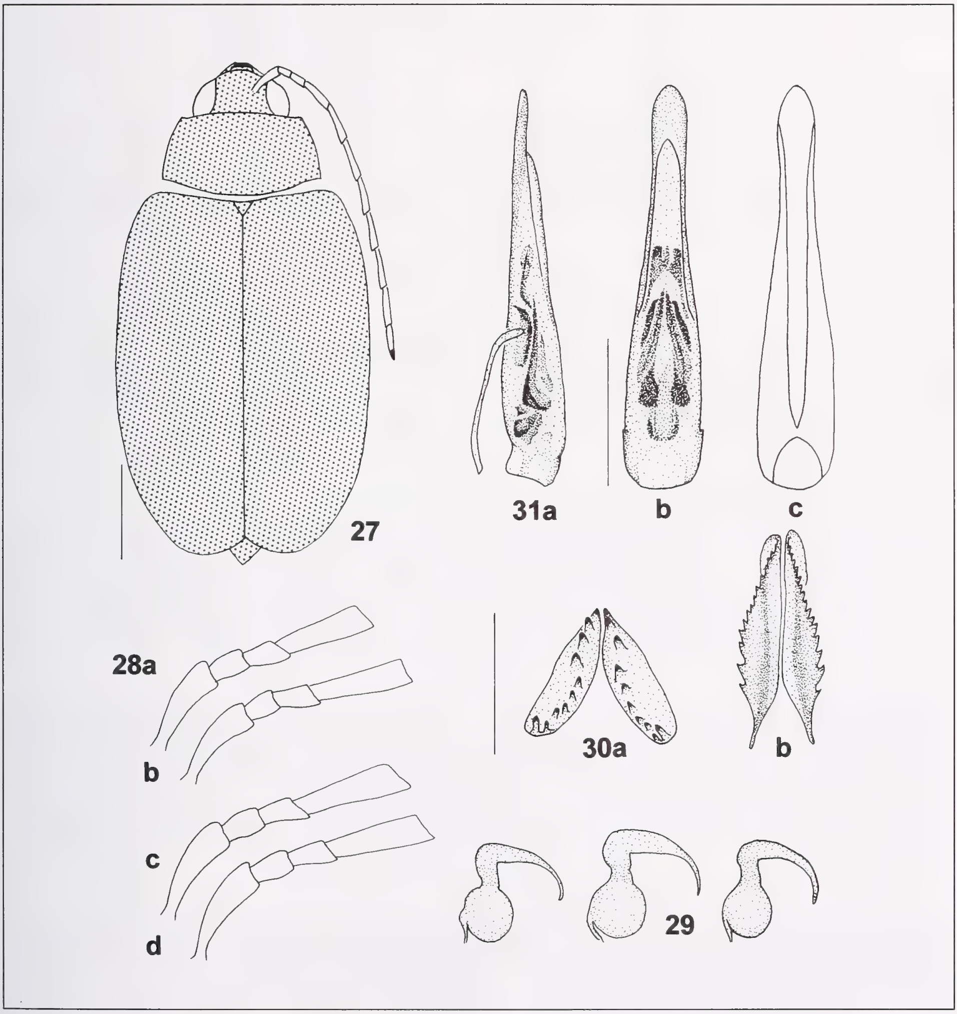
Diagnosis: *M. castaneipennis* is similar in size and proportion to *M. miltinoptera*, but has a darker carmine red colour, and differs strongly in genitalic characters. Other similar species from Central and East Africa have a yellow head and prothorax like *M. alluaudi*, or have red and black coloured elytra and prothorax like *M. rubricosa, M. jeanneli, M. panicea, M. constantini, M. clarae, M. garambaensis* and *M. mpangae*.

Redescription:

Total length: 5.00–6.80 mm (mean: 5.85 mm; n = 8).

Head: Red, antennae entirely yellow, or at least tip of last article red (Fig. 27), long and slender. Articles 4 to 10 elongated, more than 3 x longer than wide at distal end. Length of antennal articles 2 to 3: 1.00–1.05 (mean: 1.01), length of articles 3 to 4: 0.32–0.36 (mean: 0.34; Fig. 28).

Thorax: Prothorax carmine red, occasionally yellowish red. Pronotal width 1.65–1.80 mm (mean: 1.66 mm), ratio length to width: 0.55–0.58 (mean: 0.56). Elytral length 4.50–5.00 mm (mean: 4.85 mm), width of both elytra: 3.00–3.50 mm (mean: 3.31 mm), ratio length of elytron to maximal width of both elytra: 0.66–0.69 (mean: 0.67). Elytra entirely carmine red.



Figs 27–31. *Monolepta castaneipennis* Laboissière, 1940. – 27: colour pattern; 28: basal antennal articles (a, b: ♂; c, d: ♀); 29: three different spermathecae; 30: bursa-sclerites (a: dorsal, b: ventral); 31: median lobe; lateral view (a), dorsal (b), ventral, without endophallic structures (c).

Scutellum red. Meso- and metathorax red or yellowish red. Legs yellow to pale reddish yellow.

Abdomen: Red.

Female genitalia: Nodulus of spermatheca very large, middle part and cornu long and slender (Fig. 29). Dorsal part of bursa-sclerites very large, elongated, with strong spines (Fig. 30a), ventral part large, outer margin strongly serrated (Fig. 30b).

Male genitalia: Median lobe slender, sub-conical, slightly narrowed beyond middle (Fig. 31b), apex of median lobe in lateral view slightly enlarged (Fig. 31a). Tectum long, slender, ventral groove narrow (Fig. 31c). Lateral spiculae long, with complex enlargement at apex, two long, slender median spiculae, ventral spiculae slender with long, slender spines (Figs 31a, b).

Distribution: Recorded from montane areas along the Albertine Rift from Uganda to western Tanzania and from Mt. Elgon, western Kenya, and Mt. Meru (Fig. 6).

Monolepta clasnaumanni sp. n.

Holotype: ♂ "Kivu, Terr. Masisi, Laos Mokoto, 1800 m, VI.1969, N. Leleup", "Biot. No. 82, humus en forêt" (MARC). Congo: 01.24S/28.49E.

Paratypes: **Congo:** 1, same data as holotype (ZFMK). – **Uganda:** 1, Kigazi, 0.50S/31.20E, II.1912, C. H. Marshall (BMNH); 1, Butiaba, E. Lac Albert, 1.48N/31.21E, IX.1937, H. J. Brédo (MRAC).

Derivatio nominis: Dedicated to my teacher and friend Clas Michael Naumann.

Diagnosis: Size, coloration, the relatively narrow pronotum, and the relative length of the third antennal article, which is much longer than the second, makes *M. clasnaumanni* unmistakable. Species of equal length with entirely red coloration like *M. castaneipennis* and *M. miltinoptera*, have pronotal indices between 0.55 and 0.58 (*M. clasnaumanni*: 0.65–0.69), yellow antennae, and their overall coloration is carmine red or yellowish red.

Description:

Total length: 5.35–6.30 mm (mean: 5.81 mm; n = 4).

Head: Brownish red, labial and maxillary palpi, labrum yellow, antennal articles 1 to 2 yellow, dorsally brownish, articles 4 to 11 brown (Fig. 32). Articles 4 to 10 elongated, more than 3 x longer than wide at distal end, bristly setose. Third antennal article especially in females (Figs 33b, c) much longer than second, length of antennal articles 2 to 3: 0.67–0.75 (mean: 0.69), third article less than half as long as fourth, length of articles 3 to 4: 0.54–0.60 (mean: 0.57; Fig. 33).

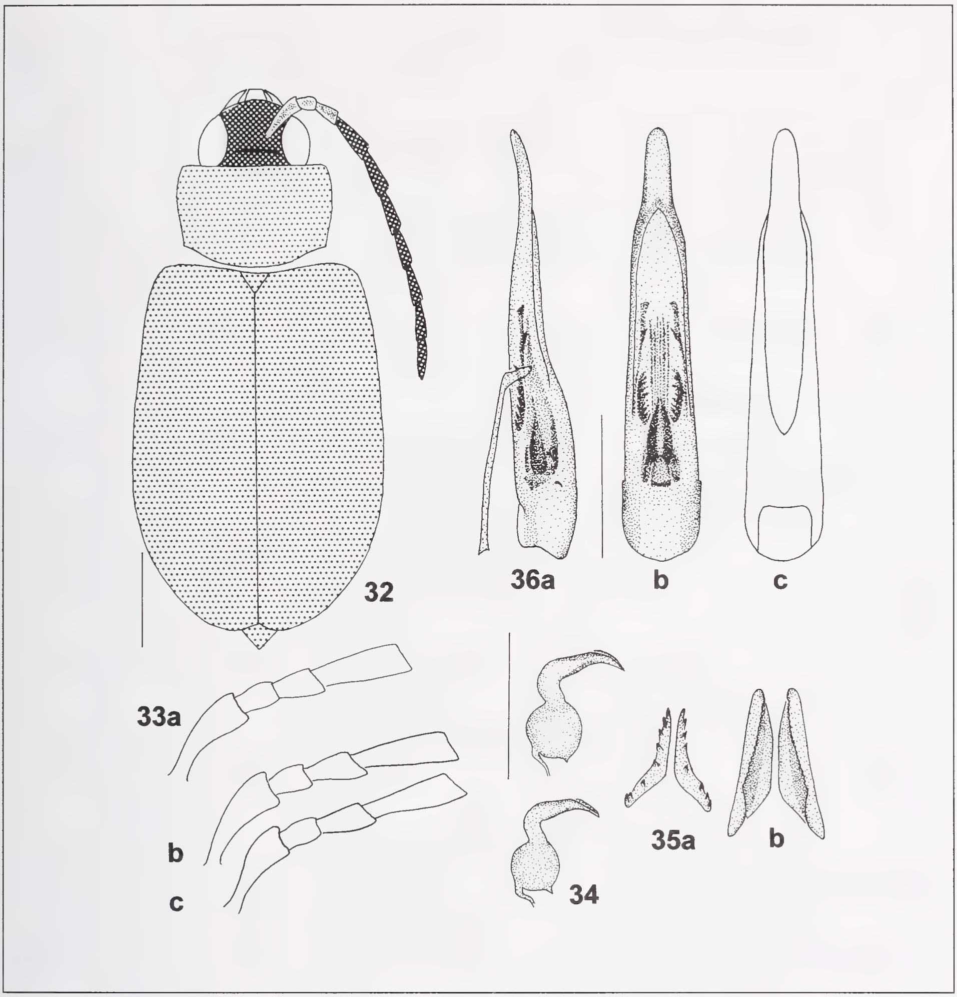
Thorax: Prothorax brownish red or anteriorly brown, posteriorly reddish brown. Pronotal width 1.55–1.85 mm (mean: 1.71 mm), pronotum narrow, ratio length to width: 0.65–0.69 (mean: 0.67). Elytral length 4.15–5.10 mm (mean: 4.55 mm), width of both elytra: 2.70–3.40 mm (mean: 3.15 mm), ratio length of elytron to maximal width of both elytra: 0.68–0.71 (mean: 0.69). Elytra brownish red. Scutellum red. Mesothorax yellowish brown, metathorax reddish brown. Legs yellow, coxae, femora proximally, and tibiae distally brownish yellow.

Abdomen: Red.

Female genitalia: Nodulus of spermatheca very large, middle part and cornu very short, cornu with ridge at apex (Fig. 34). Dorsal part of bursa-sclerites small, slender, with strong spines (Fig. 35a), ventral part slender, outer margin finely undulated (Fig. 35b).

Male genitalia: Median lobe slender, sub-conical, strongly narrowed in the last fifth (Fig. 36). Tectum long, slender, ventral groove very broad (Fig. 36c). Lateral spiculae long, slender, with small spine, several long, slender median spiculae, ventral spiculae slender with long, slender spines (Figs 36a, b).

Distribution: Recorded from western Uganda and Kivu (Fig. 6).



Figs 32–36. *Monolepta clasnaumanni* sp. n. – 32: colour pattern; 33: basal antennal articles (a: ♂; b, c: ♀); 34: two different spermathecae; 35: bursa-sclerites (a: dorsal, b: ventral); 36: median lobe; lateral view (a), dorsal (b), ventral, without endophallic structures (c).

Identification key

The key can be used for all Afrotropical *Monolepta* which have the following characters in common: 1. head, prothorax and abdomen yellowish red, carmine red, or partly brownish red; 2. elytra homogeneously red or reddish brown, or elytral disc reddish brown, elytral margins paler red; elytra without sharply delimited transverse bands, spots or margins; 3. legs entirely yellow, occasionally femora and tibiae partly brownish yellow.

1. Longer, total length 5.00–6.80 mm; distributed only in montane areas of Kenya, Uganda, Kivu and Tanzania 2
– Smaller, total length 3.00–4.50 mm; distributed in West, East and South Africa 4

2. Homogeneously carmine red or yellowish red, antennae with exception of the last articles pale yellow, antennal articles 2 and 3 of same length (0.95–1.05), fourth article about 3 x longer than third (0.31–0.36); pronotum broad, ratio length to width: 0.55–0.58 3
– Pronotum and elytra red to brownish red, head on vertex and frons dark brownish red, antennal articles 4 to 11 brownish, antennal article 2 significantly shorter than 3 (ratio 2 to 3: 0.67–0.75), fourth article less than 2 x longer than third (ratio 3 to 4: 0.54–0.60; Fig. 33); pronotum narrow, ratio length to width: 0.65–0.69 (Fig. 32); total length: 5.35–6.30 mm; Kivu and western Uganda . . . . *Monolepta clasnaumanni* sp. n.

3. Entirely carmine red; third antennal article longer than wide at distal end, ratio of articles 3 to 4 more than 0.40 (Fig. 28); nodulus of spermatheca very large (Fig. 29); median lobe narrow in the apical third (Fig. 31b); total length: 5.00–6.80 mm; Albertine Rift, western Kenya,Tanzania . . . . *Monolepta castaneipennis* Laboissière, 1940
– Entirely red to yellowish red; third antennal article no longer than wide at distal end, ratio of article 3 to 4 less than 0.40 (Fig. 23); nodulus of spermatheca smaller, cornu longer (Fig. 24); median lobe enlarged in the apical third (Fig. 26b); total length: 5.30–6.00 mm; Mt. Kenya and Mt. Kilimandjaro . . . . *Monolepta miltinoptera* Weise, 1909

4. Head and pronotum carmine red, elytra entirely reddish brown (Fig. 12), or reddish brown at disc, elytral margins paler red (Figs 1, 7), or disc even black (Fig. 1b); antennal article 2 and 3 elongated, of same length, or third longer (0.87–1.00) 5
– Entirely yellowish red (Fig. 17); third antennal article especially in males no longer than wide at distal end (Figs 18a, b), of same length as second or second longer (1.00–1.16); lateral spiculae of endophallus apically with discoidal, twisted enlargement (Fig. 21b); total length: 3.70–4.50 mm; southern Congo and Zambia . . . . *Monolepta flavipes* Laboissière, 1939

5. Elytra reddish brown or black on disc, margins paler red; antennal articles broader; dorsal part of bursa-sclerites with enlarged, spiny base (Figs 4a, 10a); Eastern and Southern Africa 6
– Elytra entirely reddish brown (Fig. 12); antennal articles 2 and 3 very slender (Fig. 13); dorsal part of bursa-sclerites long, very slender (Fig. 15a); total length: 4.20–4.70 mm; Ghana and Ivory Coast . . . . *Monolepta ivorensis* sp. n.

6. On average shorter, total length: 3.00–4.30 mm; antennal articles slenderer and more elongated, fourth article about 2 x longer than third (0.47–0.54), articles 4 to 11 with very fine, yellow setae (Fig. 2a); median lobe very broad at apex (Fig. 5b); coastal regions of Kenya, Tanzania, Mocambique, Natal and Transvaal . . . . *Monolepta marginella* Weise, 1903
– On average longer, total length: 4.10–4.50 mm; antennal articles shorter, fourth article more than 2 x longer than third (0.38–0.42), articles 4 to 11 with bristly black setae (Fig. 8a); median lobe narrowed at apex (Fig. 11b); Albertine Rift from Uganda to southern Congo . . . . *Monolepta sonsoensis* sp. n.

Acknowledgements

I cordially thank all curators and other colleagues who made material available (named under “material and methods”), and Wolfram Freund for his valuable work checking location data and producing the distribution map. This study was supported by Deutsche Forschungsgemeinschaft (Schm–1137/2–1).

Zusammenfassung

Material der afrotropischen *Monolepta* Chevrolat, 1837 mit durchgehend rotem Dorsum wurde revidiert. Die Färbung ist gelblich rot oder karminrot. Bei einigen Arten sind die Elytren insgesamt rötlich braun oder zumindest die Elytrenscheibe ist rötlich braun, während die Elytrenränder blasseres Rot aufweisen. Die Revision wurde an Arten mit hauptsächlicher Verbreitung in Ostafrika vorgenommen: *Monolepta marginella* Weise, 1903, *Monolepta miltinoptera* Weise, 1909, *Monolepta castaneipennis* Laboissière, 1940a, und *Monolepta flavipes* Laboissière, 1939. Drei neue Arten werden beschrieben: *Monolepta sonsoensis* sp. n.

aus Uganda und Ost-Kongo, *Monolepta ivorensis* sp. n. von der Elfenbeinküste und Ghana und *Monolepta clasnaumanni* sp. n. aus Uganda und Kivu. Eine Verbreitungskarte und ein Bestimmungsschlüssel für die sieben Arten sind beigefügt.

References

Aslam, N. A. (1968): Nomenclatorial notes on Chrysomeloidea (Coleoptera). – J. nat. Hist. 2: 127–129.

Bryant, G. E. (1948): New species of Chrysomelidae from Senegal and the Ivory Coast. – Ann. Mag. nat. Hist. 1 (12): 58–65.

Bryant, G. E. (1952): New species of Chrysomelidae from Kenya. – Ann. Mag. nat. Hist. 5 (12): 240–247.

Chevrolat, L. A. A. (1837): *Monolepta*. – In: Dejean (ed.): Catalogue des Coléoptères de la collection de M. le Compte Dejean; 3rd. edition, revue, corrigée et augmentée 5: 407. – Paris.

Jacoby, M. (1899): Additions to the knowledge of the phytophagous Coleoptera of Africa. Part II. – Proc. zool. Soc. London 1899 (7): 339–380.

Harold, E. v. (1877): Coleopterorum species novae. – Mitt. Münch. ent. Ver. 1: 97–111.

Laboissière, V. (1920): Diagnoses de Galerucini nouveaux d'Afrique occidentale (Col. Chrysomelidae). – Bull. Soc. ent. France 1920: 50–53.

Laboissière, V. (1939): Galerucinae (Coleoptera Chrysomelidae) recueillis dans L'Angola par le Dr Monard. – Archos Mus. Bocage 10: 87–167.

Laboissière, V. (1940a): Galerucinae. – In: Exploration du Parc National Albert 31: 1–98. Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, Bruxelles.

Laboissière, V. (1940b): Deux nouveaux *Monolepta* de la collection du Musée du Congo. – Rev. Zool. Bot. afr. 34: 131–132.

Olivier, G. A. (1807): Entomologie; Coléoptérès 6: 1–663. – Paris.

Thomson, J. (1858): Voyage au Gabon. Histoire naturelles des insectes et des arachnides. I. ordre: Coléoptères. – Arch. Ent. 2: 29–239.

Wagner, Th. (1999): An introduction to the revision of the Afrotropical *Monolepta* and related taxa (Galerucinae, Chrysomelidae, Coleoptera). – Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg 215: 215–220.

Wagner, Th. (2000a): New *Monolepta* species (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae) from Eastern Africa. – Ent. Z. 120: 34–40.

Wagner, Th. (2000b): Revision of Afrotropical *Monolepta* Chevrolat, 1837 (Coleoptera: Chrysomelidae, Galerucinae) Part I: Species with red and black coloured elytra, pronotum and head, with description of new species. – Ent. Z. 110: 226–237.

Wagner, Th.: Revision of Afrotropical *Monolepta* species (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). Part III: Species with red elytra and yellow prothorax. With description of new species. – Dt. ent. Z.: in press.

Weise, J. (1903): Afrikanische Chrysomeliden. – Arch. Naturgesch. 69: 197–226.

Weise, J. (1909): Chrysomelidae und Coccinellidae. – In: Sjöstedt, Y: Wissenschaftliche Ergebnisse der Kilimandjaro-Meru Expedition 1 (7): 153–221. P. Palmquist, Stockholm.

Wilcox, J. A. (1973): Chrysomelidae: Galerucinae: Luperini: Luperina. – In: Junk, W. (ed.): Coleopterorum Catalogus Suppl. 78 (3): 433–664. 's-Gravenhage, Junk.

Dr. Thomas Wagner, Universität Koblenz-Landau, Institut für Biologie, Rheinau 1, D-56075 Koblenz, E-Mail: thwagner@uni-koblenz.de

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 67–72	Bonn, Dezember 2001

Spinohirasea crassithorax, n. gen. n. sp., eine neue Stabschrecke aus Vietnam (Phasmatodea: Phasmatidae: Lonchodinae: Menexenini)

Oliver Zompro

Abstract. A new genus, *Sphinohirasea* Zompro n. gen., with the type-species *S. crassithorax* Zompro n. sp., is described from Vietnam. This member of Menexinini differs from the others by its swollen mesothorax and the broadened mesofemora in the male. *Paracentema* Redtenbacher, 1906 appears to be a new synonym of *Neohirasea* Rehn, 1904. *Andropromachus scutatus* Carl, 1913 is designated as the type-species of *Andropromachus* Carl, 1913.

Key words. Phasmatodea, Menexinini, new genus, new species, synonyms, Vietnam.

Einleitung

Die Phasmidenfauna Vietnams ist wenig erforscht, bisher sind nur wenig mehr als 80 Arten beschrieben. In den letzten Jahren gelangten mehrfach Tiere nach Europa, größtenteils lebende Tiere, die mehr oder weniger erfolgreich gezüchtet werden konnten, und zum Teil auch konservierte Exemplare, die als Beifang auf zoologischen Exkursionen anfielen. Von diesen waren mehrere Arten unbeschrieben, wie auch die im folgenden beschriebene Art aus dem südlichen Nordvietnam.

Beschreibungen

Spinohirasea n. gen.

Typus-Art: *Spinohirasea crassithorax* n. sp.

Diagnose: Menexinini von durchschnittlicher Größe. Kopf abgeflacht, länger als breit, unbewehrt. Antennen überragen zurückgelegt Abdominalsegment VII (♀) oder V (♂). Prothorax so lang wie Kopf, rechteckig, bestachelt. Mesothorax in beiden Geschlechtern stark geschwollen und bewehrt. Metathorax leicht geschwollen, stark bewehrt. Profemora interiobasal eingedrückt und leicht gekrümmt, im Querschnitt annähernd quadratisch. Basitarsus so lang wie die folgenden drei Segmente zusammen. Mesofemora der Männchen stark verdickt, der Weibchen im Querschnitt rechteckig. Ventralkanten der Profemora schwach, der Meso- und Metafemora deutlich bestachelt. Metafemora im Querschnitt rechteckig. Abdominalsegmente II bis VII beim Männchen annähernd parallelseitig, VIII und IX dilatierend, X schmaler, posterior ausgeschnitten, beim Weibchen II bis V zunehmend verbreitert, VI bis VIII zunehmend verschmälert, VIII bis X von gleicher Breite und geringfügig zunehmender Länge. Männchen mit stark spezialisiertem, mehrspitzigen Vomer, Weibchen mit prominentem Praeopercularorgan.

Vergleich: *Spinohirasea* n. gen. steht verwandschaftlich den folgenden Gattungen nahe:

Andropromachus Carl, 1913: 48, Typus-Art: *Andropromachus scutatus* Carl, 1913: 49, pl. 1: 1, 3, hiermit designiert.

Echinoclonia Carl, 1913: 43, Typus-Art: *Echinoclonia borneensis* Carl, 1913, ein objektives Synonym von *Apora laetior* Brunner v. Wattenwyl, 1907, synonymisiert von Günther, 1932: 260, = *Apora* Brunner v. Wattenwyl, 1907: 241, Typus-Art: *Apora laetior* Brunner v. Wattenwyl, 1907: 242, durch spätere Festlegung von Bragg, 1993: 34, bereits vergeben für *Apora* Gunnerus, 1768 (Echinodermata), ein objektives Synonym von *Echinoclonia* Carl, 1913, synonymisiert von Bragg, 1993: 34.

Menexenus Stål, 1875, Typus-Art: *Acanthoderus lacertinus* Westwood 1848, durch Monotypie.

Neohirasea Rehn, 1904: 84, Typus-Art: *Phasma (Acanthoderus) japonicum* de Haan, 1842: 135, pl. 12: 4, durch ursprüngliche Festlegung, = *Paracentema* Redtenbacher, 1908: 477, Typus-Art: *Paracentema stephanus* Redtenbacher, 1908: 477, durch Monotypie, n. syn. Die Typus-Art von *Paracentema* Redtenbacher, 1908 ist generisch von *Phasma (Acanthoderus) japonicum* de Haan, 1842 nicht verschieden oder sogar mit ihr identisch. Daher wird *Paracentema* als neues Synonym zu *Neohirasea* angesehen.

Von den vorstehenden Genera ist *Spinohirasea* n. gen. durch den geschwollenen Mesothorax sowie die verbreiterten Mesofemora des Männchens deutlich unterschieden. Eine supragenerische Revision der Gruppe durch den Autor ist in Vorbereitung.

Etymology: Der Name *Spinohirasea* deutet auf die starke Bestachelung sowie die enge Verwandtschaft zu *Neohirasea* Rehn, 1904 hin.

Spinohirasea crassithorax n. sp. (Abb. 1–7)

Material: Holotypus: ♂, Paratypus: ♀, Vietnam, südl. Nordvietnam, Provinz Ha Tinh, Tieflandregenwald nahe Dorf Ky Thuong, Funde auf Exkursion entlang des Baches Bau Tay, N 18°00' E 106°06', ca. 125 m ü. NN, 10. VII. 1997, leg. T. Ziegler, in copula. [Museum Koenig, Bonn].

Weitere Funde, nicht gesammelt, nur photographisch von T. Ziegler dokumentiert: 1 ♂♀: Vietnam, südl. Nordvietnam, Provinz Ha Tinh, Tieflandregenwald nahe Dorf Ky Thuong, Funde auf Exkursion entlang des Baches Bau Hop, weitere Umgebung N 18°00' E 106°06', ca. 180 m ü. NN, 24. VII. 1997, in copula. 1 ♂♀, Vietnam, südl. Nordvietnam, Provinz H Tinh / Quang Binh, Den, Tieflandregenwald, N 17°28' E 106°03', ca. 280 m ü. NN, 28. VIII. 1997, in copula.

Beschreibung: Im Leben Körper braun (Typen), glänzend grün (Paar von Bau Hop) oder hellbraun-grünlich (Paar von Den). Auffallend sind der geschwollene Mesothorax sowie die starke Bestachelung des Körpers sowie beim Männchen die verdickten Mesofemora und der stark abgeleitete Vomer.

Männchen: Linke Antenne im vorliegenden Exemplar etwas vor der Hälfte gebrochen. Kopf fast quadratisch, abgerundet, dorsal abgeflacht, zwischen den Augen mit flach eingedrückter, abgerundet dreieckiger Fläche, völlig glatt, ohne Bewehrungen. Augen halbkugelig vorstehend. Fühler mit 56 Segmenten, überragen zurückgelegt das Hinterende des Abdominalsegmentes VII. Scapus abgerundet

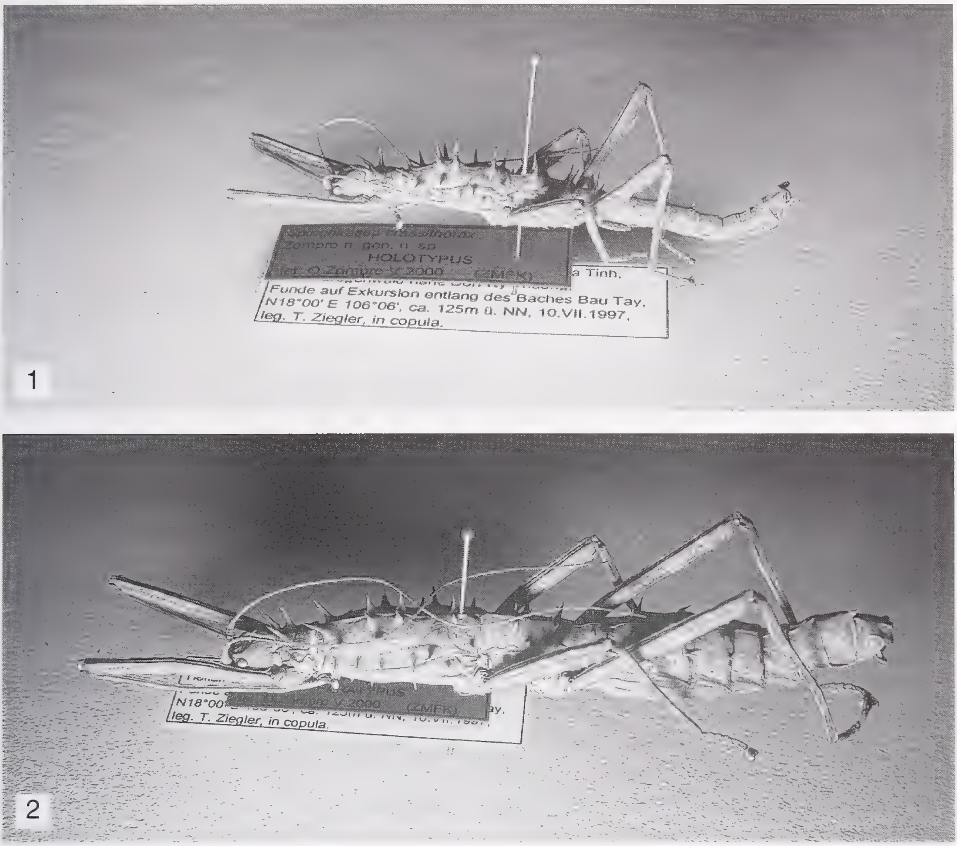

1
Spinohirasea crassithorax
Zompro n. gen. n. sp.
HOLOTYPUS
det. O. Zompro V.2000 (ZMFK)
Funde auf Exkursion entlang des Baches Bau Tay,
N18°00' E 106°06', ca. 125m ü. NN, 10.VII.1997,
leg. T. Ziegler, in copula.
2
PARATYPUS
leg. T. Ziegler, in copula.

Abb. 1–2: *Spinohirasea crassithorax* n. gen. n. sp.: 1 Holotypus ♂; 2 Paratypus ♀.

rechteckig, leicht abgeflacht, Pedicellus halb so lang und breit, subzylindrisch. Folgende Glieder lang gestreckt, von ungleichmäßiger Länge, die letzten sechs Segmente weißlich.

Prothorax kurz rechteckig, subparallelseitig, mit flacher medianer Transversalnaht. Anterior schmal gerandet, direkt hinter dem Vorderrand submedian mit zwei nach vorne und leicht auswärts gerichteten langen, scharfen Stacheln, zwei ebensolche, aufwärts und leicht nach außen gerichtete hinter ihnen stehend.

Mesothorax lang trapezoid, vordere Hälfte dorsal deutlich geschwollen, anterior ungerandet, submedian mit zwei langen, auswärts nach oben gerichteten Stacheln, seitlich dahinter mit zwei auswärts gerichteten Stacheln. Im zweiten Viertel des Mesothorax vier lange, nach oben und leicht auswärts gerichtete Stacheln auf einer Erhebung, lateral zwischen den beiden Paaren am Fuße der Erhebung mit einem weiteren Stachelpaar. Kurz vor dem flachem Hinterrand submedian mit je einem aufwärts gerichteten Stachel, etwas von den Hinterecken abgerückt je ein weiterer, seitlich aufwärts gerichteter Stachel.

Seitenrand mit sechs Stacheln, von denen der hinterste der größte ist. Mesoepisternum im hinteren Drittel mit einem auswärts gerichteten Stachel, schräg drunter mit einem weiteren von halber Länge.

Metathorax deutlich kürzer als Mesothorax, trapezoid, mittlerer Bereich erhoben und beiderseits mit einem prominenten Stachel, kurz vor den Hinterecken mit einem weiteren Stachel. Sein Lateralrand im vorderen Drittel mit zwei Stacheln. Metaepisternum in der hinteren Hälfte mit einem langen und dahinter einem kürzeren Stachel.

Meso- und Metasternum hellbraun, völlig glatt.

Profemora interobasal eingedrückt, leicht eingekrümmt, im Querschnitt annähernd quadratisch, Ventralkanten mit je fünf Zähnen. Protibien unbewehrt, Probasitarsus so lang wie folgende drei Glieder zusammen, diese von abnehmender Länge, letztes Glied so lang wie zweites und fünftes zusammen. Ventrale Kanten der Meso- und Metafemora ebenfalls bezahnt, Dorsalkanten deutlich, Mesofemora stark, Metafemora leicht verdickt, beide im Querschnitt abgerundet subquadratisch. Tarsen wie Protarsen.

Abdominalsegmente I bis II glangsam schmäler werdend, III bis VII von gleicher Breite. Mediansegment mit zwei posterosubmedialen und zwei posterolateralen Stacheln, deutlich kürzer als Metathorax. Bestachelung der Segmente II bis IV gleichartig, jedoch immer kleiner werdend, auf V posterolaterale Stacheln bereits fehlend, VI und VII gänzlich unbestachelt. Mediansegment bis V von fast gleicher Länge, VI und VII kürzer werdend. Abdominalsternite glatt, farblich heller. VIII bis X zunehmend länger. VIII posterior breiter werdend, dorsal mit erhobener Medianlinie, IX weiter verbreiternd, ebenfalls mit erhobener Medianlinie, diese breiter, X schmäler werdend, neben der erhobenen Medianlinie mit zwei submedialen Kanten, Hinterrand in zwei dicke, dreieckige Zipfel auslaufend, dazwischen eine sehr kurze Supraanalplatte sichtbar. Subgenitalplatte bauchig, unterer Bereich hinten vorstoßend, posterior breit gerandet. Vomer stark spezialisiert, vorderer Teil halbkreisförmig, hinterer Teil rechts mit vier Stacheln verlängert. Hier median ein langer Stachel, rechts daneben ein etwas kürzerer, dann ein sehr kurzer und außen wieder ein längerer. Cerci leicht gekrümmt, flach.

Maße (mm): Gesamt: 47,0; Kopf: 4,4; Prothorax: 3,3; Mesothorax: 9,2; Metathorax: 3,8; Mediansegment: 2,5; Profemora: 14,0; Protibiae: 15,0; Mesofemora: 9,0; Mesotibiae: 10,0; Metafemora: 12,7; Metatibiae: 11,4.

Weibchen: Wesentlich kompakter als das Männchen, aber farblich, in der Anordnung der Bestachelung, der Morphologie des Kopfes und der Extremitäten mit dem Männchen übereinstimmend.

Antennen mit 52 (links), 45 (rechts) teils undeutlich getrennten Gliedern, sie überragen zurückgelegt das Abdominalsegment V.

Mesothorax im vorderen Drittel stark verbreiternd, in den beiden posterioren Dritteln parallelseitig, dorsal geschwollen. Mesofemora im Querschnitt rechteckig, nicht verdickt, weniger bewehrt. Abdominalsegment V trägt, im Gegensatz zum Männchen, auch ein posterolaterales Stachelpaar. Segmente I bis V zunehmend verbreitert, V am breitesten, VI und VII stark schmäler werdend, unbewehrt. Sternite II bis VII mit zunehmend deutlicher werdender Submedialkante, diese auf VII als hoher, posterior divergierender Kiel ausgeprägt. VII mit prominentem, aus zwei halbkreisartigen Erhebungen mit medianer Impression bestehenden Opercularorgan.

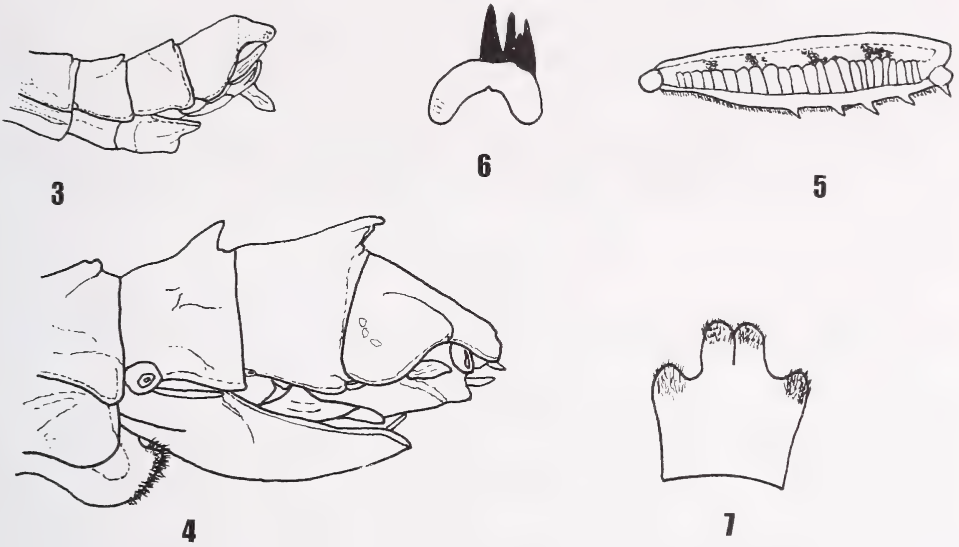


Abb. 3–7: *Spinohirasea crassithorax* n. gen. n. sp.: 3 Holotypus ♂, terminale Abdominalsegmente, lateral; 4 Paratypus ♀, terminale Abdominalsegmente, lateral; 5 Holotypus ♂, linker Mesofemur, exterolateral; 6 Holotypus ♂, Vomer ventral; 7 Paratypus ♀, Abdominalsternit VII mit Praeopercularorgan, ventral.

VIII bis X von gleicher Breite, Länge von VIII bis X geringfügig zunehmend. VIII und IX annähernd quadratisch, mit prominentem, rückwärts gerichteten, posteromedianen Stachel. X in der hinteren Hälfte verschmälernd, Lateralrand hier konkav, posterior mit breit dreieckigem medianen Einschnitt, Medianlinie im hinteren Viertel aufspaltend, erhoben. Die rechteckige, median gekielte Supraanalplatte nur von hinten sichtbar. Subgenitalplatte dreieckig zulaufend, bauchig ausgewölbt, in den hinteren zwei Dritteln mit hohem Mediankiel, die Mitte von Tergit X erreichend. Cerci breit, abgeflacht, leicht gekrümmt.

Maße (mm): Gesamt: 77,0; Kopf: 6,8; Prothorax: 5,1; Mesothorax: 18,5; Metathorax: 4,5; Mediansegment: 4,3; Profemora: 21,8; Protibiae: 22,5; Mesofemora: 16,0; Mesotibiae: 17,6; Metafemora: 23,0; Metatibiae: 25,8.

Etymologie: *Spinohirasea crassithorax* ist nach dem in beiden Geschlechtern angeschwollenen Thorax benannt.

Neohirasea nana (Carl, 1913) n. comb.

Paramenexenus nanus Carl, 1913: 52, pl. 1: 9.

Material: ♀, Vietnam, südliches Nordvietnam, Provinz Quang Binh, Regenwald nahe Grenze zu Laos, ca. 300–50 m ü. NN., Umgebung N 17°28' E 106°14', 02./03. IX. 1998, leg. T. Ziegler.

Das vorliegende Exemplar stimmt mit Carl's Typus gut überein, ist jedoch deutlich größer und das Stachelpaar in der Mitte des Mesothorax ist deutlicher ausgeprägt, ebenso die mediane Bewehrung der letzten drei Abdominalsegmente. Es handelt sich aber um einen typischen Vertreter der Gattung *Neohirasea* Rehn, 1904. Die Art ist seit ihrer Beschreibung nicht wieder bekannt geworden. Dem Tier fehlt das linke Vorderbein.

Maße (mm): Gesamt: 44,3; Kopf: 4,6; Prothorax: 3,3; Mesothorax: 8,0; Metathorax: 2,2; Mediansegment: 2,2; Profemora: 11,7; Protibiae: 14,1; Mesofemora: 9,6; Mesotibiae: 11,5; Metafemora: 13,0; Metatibiae: 14,8.

Danksagung

Herrn Dr. Thomas Ziegler, Museum Koenig, Bonn, sei für die Übersendung der Exemplare und Photos gedankt.

Zusammenfassung

Eine neue Stabschrecke aus Vietnam wird beschrieben. *Spinohirasea crassithorax* n. gen. n. sp. unterscheidet sich von den verwandten Genera durch die Morphologie des geschwollenen Mesothorax und die verdickten Mesofemora des Männchens. Das Typus-Material befindet sich im Museum Koenig, Bonn, Deutschland. Die Gattung *Paracentema* Redtenbacher, 1908 wurde als neues Synonym von *Neohirasea* Rehn, 1904 erkannt. *Andropromachus scutatus* Carl, 1913 wird als Typus-Art für *Andropromachus* Carl, 1913 designiert. *Paramenexenus nanus* Carl, 1913 wird in das Genus *Neohirasea* Rehn, 1904 verschoben.

Literatur

Bragg, P. E. (1993): The Phasmid Database: Changes to version 1. – Phasmid Studies 2: 33–34.

Brunner von Wattenwyl, C. (1907): Die Insektenfamilie der Phasmiden. II. Phasmidae Anareolatae (Clitumnini, Lonchodini, Bacunculini). – Leipzig. pp. 181–340, pls. 7–15.

Carl, J. (1913): Phasmides nouveaux ou peu connus du Museum de Geneve. – Revue suisse Zool. 21: 1–56, pl. 21.

Günther, K. (1932): Das Genus *Apora* Br. (Orth. Phasm.). – Konowia 11: 260–265.

Haan, W. de (1842): Bijdragen to de kennis der Orthoptera. – In: Temminck, C. J. Verh. Zool. 2: 95–138.

Redtenbacher, J. (1908): Die Insektenfamilie der Phasmiden. III. Phasmidae Anareolatae (Phibalosomini, Acrophyllini, Necrosciini). – Leipzig. pp. 341–589, pls. 16–27.

Rehn, J. A. G. (1904): Studies in the Orthopterous family Phasmidae. – Proc. Acad. nat. Sci. Philad. 56: 38–107.

Oliver Zompro, Max-Planck-Institut für Limnologie, AG Tropenökologie, August-Thienemann-Straße 2, 24306 Plön, Deutschland.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 73–77	Bonn, Dezember 2001

Un nouvel Ennominae oriental: *Psilalcis stueningi* n. sp. (Lepidoptera: Geometridae)

Georges E. R. J. Orhant

Abstract. *Psilalcis stueningi* sp. n. is described from Thailand and Vietnam as new to science. The lectotype of the closely related *Psilalcis diorthogonia* Wehrli, 1925 is designated. Both species are assigned to the *conspicuata* species-group embracing all species of the former genus *Paralcis* Warren, 1894. Characters of this species-group are redescribed and the species included are listed.

Key words. Lepidoptera, Geometridae, Ennominae, *Psilalcis*, *Paralcis*, new species, Thailand, Vietnam, *diorthogonia*, lectotype.

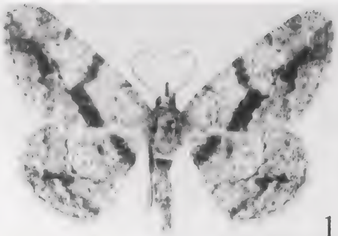
Holloway (1994: 234) traite dans un sens très large le genre *Psilalcis*, mettant en synonymie le genre *Paralcis* Warren, 1894 (espèce-type *conspicuata* Moore). D'autre part il propose d'y inclure les genres *Heterarmia* Warren, 1895, *Polymixinia* Wehrli, 1943 et *Protoboarmia* McDunnough, 1920. D'importants compléments de recherches s'avèrent nécessaires pour clarifier la situation de ce genre. Pour notre part, nous considérons l'ancien genre *Paralcis* comme un groupe d'espèces distinct caractérisé par la présence dans les genitalia mâles d'un puissant superuncus aussi grand et souvent même plus important que l'uncus lui-même; les valves sont allongées, terminées par un grand cucullus poilu dont les formes montrent des caractères distinctifs. L'extension en pointe du sacculus porte apicalement une ou plusieurs longues épines. Le processus costal libre, apicalement poilu, rencontré dans les autres groupes d'espèces, est absent dans le groupe *conspicuata*. Les deux espèces dont il est fait état ci-dessous appartiennent à ce groupe bien qu'elles aient la marge ventrale des valves, douce, sans processus pointu du sacculus, et l'ampulla poilue située beaucoup plus près du cucullus.

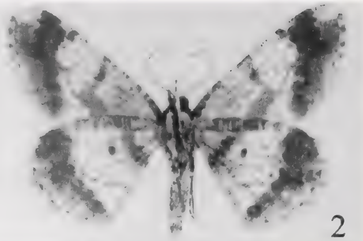
Les espèces correspondant aux caractères mentionnés ci-dessus et donc appartenant au groupe *conspicuata* sont: *conspicuata* Moore, 1888; *pallidaria* Moore, 1888; *bisinuata* Hampson, 1895; *pulveraria* Wileman, 1912; *diorthogonia* Wehrli, 1925; *insecura* Prout, 1927; *dignampta* Prout, 1927; *menoides* Wehrli, 1943; *owadai* Sato, 1996; *stueningi* n. sp.. *Paralcis rufaria* Warren, 1896, appartient probablement aussi à ce groupe.

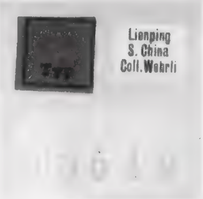
Psilalcis diorthogonia (Wehrli) (Figs 1 à 3)

Boarmia diorthogonia Wehrli, 1925: 57, pl. 1, fig. 23
Boarmia (Heterarmia) diorthogonia Wehrli, 1943: 492, pl. 45: i
Abaciscus diorthogonius (Wehrli); Inoue 1992: 116
Heterarmia diorthogonia Wehrli; Scoble et al. 1999: 433
Psilalcis diorthogonia (Wehrli); Sato 1999: 36.

Pour les caractères déterminants, voir l'espèce suivante.

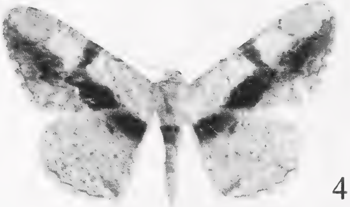

1

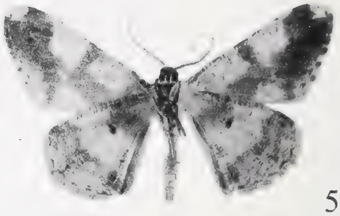

2


Typ

Lienping
S. China
Coll. Wehrli

3


4


5

Figs 1–3: *Psilalcis diorthogonia* Wehrli – Lectotype. 1: recto, 2: verso, 3: étiquettes. – Figs 4–5: *Psilalcis stueningi* n. sp. – Holotype. 4: recto, 5: verso.

Lectotype, ici désigné, pour des raisons de stabilité nomenclaturale: mâle, «Lienping, S. China, Coll. Wehrli» (étiquette imprimée) – «Typ» (rouge, étiquette imprimée) – «03519» (numéro du journal de H. Höne, tampon). Coll. ZFMK.

Paralectotypes: 3 mâles, 3 femelles, même localité que le lectotype, numéros du journal 0976, 01058, 01267, 03031, 03301, 03793, coll. ZFMK.

Wang (1998: 239) a figuré un couple de "paratypes" de Chine, photographié dans la collection du Muséum d'Histoire Naturelle de Londres. Cependant, étant donné leurs références (G. Martin, in litt.), ils n'appartiennent pas à la série-type.

Wehrli (1925: 57) décrivit *diorthogonia* de Chine comme *Boarmia*, plus tard (1943: 492), il le plaça dans les *Heterarmia* qu'il traita comme sous-genre de *Boarmia*. Inoue (1992: 116) plaça *diorthogonia* dans le genre *Abaciscus* Butler, 1889, ce qui est strictement contradictoire avec la morphologie des genitalia mâles. Wang (l.c.) n'a fait que suivre ce traitement.

Holloway ([1994]: 234) proposa de mettre *Heterarmia* en synonymie de *Psilalcis* Warren, 1893 (sans toutefois le formaliser). Aussi, Scoble et al. mentionnèrent de nouveau *Heterarmia* – qui avait été, dans les entrefaites, élevé au rang de genre – comme genre distinct auquel fut assigné *diorthogonia.*

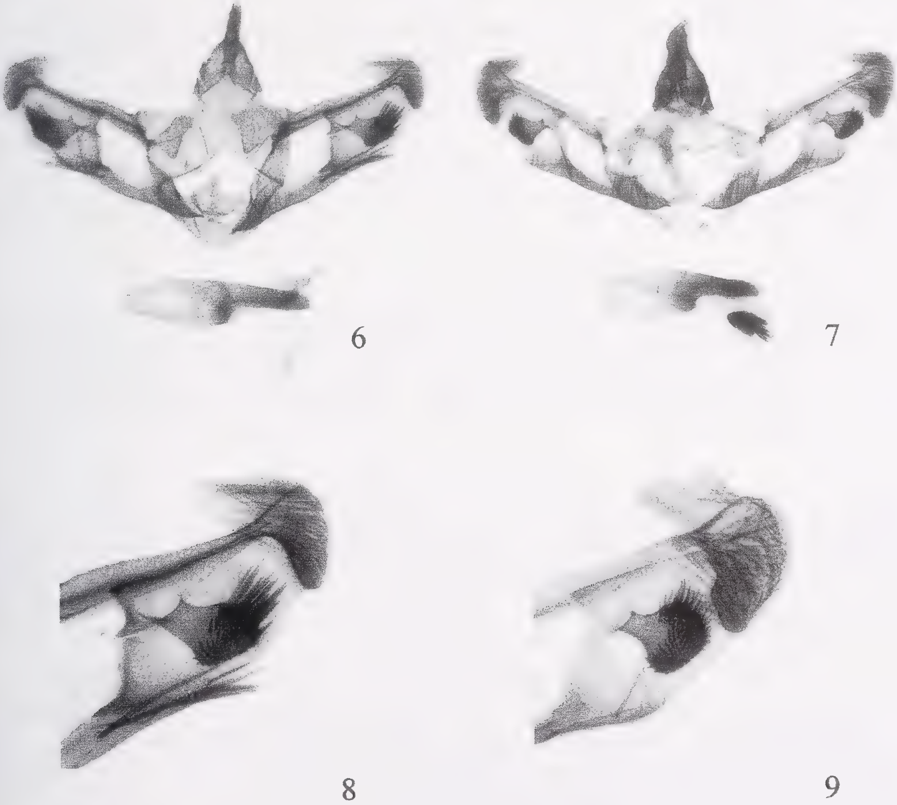
Finalement, Sato (1999: 36) correctement transféra *diorthogonia* dans le genre *Psilalcis.*

Comme indiqué ci-dessus, *diorthogonia* appartient au groupe d'espèces *conspicuata*, ainsi que doit l'être la nouvelle espèce qui suit.

Grâce à l'obligeance du Dr Stüning du Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig de Bonn, nous désignons ici le Lectotype mâle de *Boarmia diorthogonia* Wehrli, 1925, illustré aux figures 1 à 3, représentant le recto, le verso et l'étiquette, coll. ZFMK, ainsi que les genitalia mâles d'un des paralectotypes (figs 7 & 9).

Psilalcis stueningi n. sp. (Figs 4 & 5)

Holotype mâle, Thailande, Doi Inthanon, Chiang Mai, 20-IV-1999 (sera déposé au MNHN de Paris); Paratypes. 2 mâles, mêmes data (Coll. Herbulot), 1 mâle, mêmes data (Coll. Orhant), 1 mâle, même localité, 18-X-1998 (leg. & Coll. A. Pinratana); 1 mâle, S. Vietnam, Mt Ngoc Linh, 900–1400 m, 10/ 25-VIII-1996 (Siniaev & Afonin leg.; Coll. Orhant), 1 mâle, N. Vietnam, Sa-pa, Mt Fan-si-pan, 1500–1800 m, 8/28-V-1993 (Siniaev & Simonov leg.; Coll. ZFMK de Bonn).



Figs 6–9: Genitalia mâles. 6: *stueningi* n. sp., 8: extrémité agrandie de la valve. 7: *diorthogonia* Wehrli, 9: extrémité agrandie de la valve.

Diagnose. Envergure mâle: 36–43 mm (aile mâle: 19–22 mm). Proche de *diorthogonia* Wehrli (Figs 1 & 2). Couleur fondamentale plus rosée. Aile antérieure avec une bande noire, large et continue allant du milieu interne au bord dorsal vers le bord externe préapical. Bande noire plus courte se jetant perpendiculairement vers le milieu du bord costal et formant avec la première un angle interne égal ou inférieur à 90° (alors qu'elle est supérieure à 90° chez *diorthogonia*). Absence de tache préapicale. Aile postérieure avec une bande noire post-basale large venant s'appuyer sur le point discal. Absence de ligne submédiane mais présence de points noirs nervuraux. Ligne postmédiane claire crênelée doublée d'écailles brunes dans l'angle anal, s'estompant avant d'atteindre le bord dorsal. Dessous de l'aile antérieure davantage couvert d'écailles brunes. Dessous de l'aile postérieure avec la bande post-basale très peu marquée. Point discal présent. Couleur de la bande externe très peu différenciée du reste de l'aile, non doublée d'une ligne submédiane comme chez *diorthogonia*.

Femelle inconnue.

Genitalia mâles (Gen. G. O. 2764 & 2811) (Figs. 6 & 8). Uncus double, tegumen triangulaire (plus quadrangulaire chez *diorthogonia*). Valve plus courte, plus large, bras costal plus court, plus arqué venant recouvrir l'apex de la valve d'un processus en forme de club de golf, moins développé que chez *diorthogonia* (en forme de museau). Ampulla moins quadrangulaire surmontée d'une touffe de poils deux à trois fois plus longs; espace entre l'ampulla et le processus précité, deux à trois fois plus important que chez *diorthogonia*. Vinculum à base arrondie (plus écrasée chez *diorthogonia*). Aedeagus à la vesica moins ample, plus allongée, avec une touffe de cornuti moins fournie (détail cependant aléatoire car ces cornuti se détachent facilement, ils ne figurent d'ailleurs pas sur la vesica de l'aedeagus d'un des paralectotypes).

Distribution. Thaïlande, Vietnam.

Nous dédions cette espèce à notre éminent collègue le Dr Dieter Stüning du Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig de Bonn, que nous remercions par ailleurs de sa précieuse aide à la réalisation de ce travail. Nous y associerons le Dr Jeremy Holloway qui a bien voulu relire et amender ce travail.

Zusammenfassung

Psilalcis stueningi sp. n. wird aus Thailand und Vietnam beschrieben. Für die nahe verwandte Art *Psilalcis diorthogonia* (Wehrli, 1925) wird der Lectotypus designiert. Beide Arten werden in die *conspicuata* Moore-Gruppe gestellt, die alle Arten der früheren Gattung *Paralcis* Warren, 1894 umfasst. Die Merkmale der Artengruppe werden beschrieben und die hierher gehörenden Arten aufgelistet.

Bibliographie

Holloway, J. D., ([1994] 1993): The Moths of Borneo: Family Geometridae, subfamily Ennominae; part 11. – Malay. Nat. Jour. 47: 1–309 + 593 figs, 19 col. pls.

Inoue, H. (1992): Geometridae. – In: Heppner, J. B. & Inoue, H. (eds.), Lepidoptera of Taiwan, vol. 1, part 2 (Checklist), pp. 111–129.

Sato, R. (1984): Taxonomic study of the genus *Hypomecis* Hübner and its allied genera from Japan (Lepidoptera, Geometridae, Ennominae). – Spec. Bull. Essa Entomol. Soc. 1: 1–213, 91 pls.

Sato, R. (1993): The genus *Paralcis* Warren (Geometridae) from Taiwan. – Japan Heterocerist's J. 172: 393–395.
Sato, R. (1996): Six new species of the genus *Psilalcis* Warren (Geometridae, Ennominae) from Indo-Malayan region, with some notes on the allied species. – Tinea 15: 55–68.
Sato, R. (1998): Description of two new species closely related to *Psilalcis subfasciata* (Warren) (Geometridae, Ennominae) from the Philippines. – Trans. Lepid. Soc. Japan 49: 107–110.
Sato, R. (1999): Notes on some species of the Boarmiini (Geometridae, Ennominae) from Taiwan, with description of one new species. – Tinea 16: 29–40.
Scoble, M. J., ed. (1999): Geometrid Moths of the World. A Catalogue. 2 vols. – CSIRO, Australia.
Wang, H. Y. (1998): Geometer moths of Taiwan and its allied species from the neighboring countries, vol. 2. – The Taiwan Museum, Taipei, 399 pp.
Warren, W. (1893): On new genera and species of moths of the family Geometridae from India, in the collection of H. J. Elwes. – Proc. zool. Soc. Lond. 1893: 341–434.
Warren, W. (1894): New genera and species of Geometridae. – Novit. zool. 1: 366–466.
Wehrli, E. (1925): Neue und wenig bekannte paläarktische und südchinesische Geometriden-Arten und Formen (Sammlung Höne), 3. Teil. – Mitt. Münch. Ent. Ges. 15: 48–60.
Wehrli, E. (1939–1954): Geometrinae. – In: Seitz, A. (ed.), Gross-Schmetterlinge der Erde 4 (Suppl.): 254–722. A. Kernen, Stuttgart.

Georges E. R. J. Orhant, «Chrysalide», 20 chemin des Rives, F-62170-Wailly-Beaucamp (France).

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 79–87	Bonn, Dezember 2001

Records and notes on some aculeate Hymenoptera (Apoidea, Vespidae, Pompilidae) of Mali, West Africa

Hilmar Rathjen

Abstract. Investigations at different sites in the southern parts of Mali (West Africa) revealed the presence of 26 species of Apoidea, 3 of Pompilidae and 10 of Vespidae. Most of the specimens were collected near human settlements. Watering places and gardens showed a high attraction to bees and wasps during the dry season. Until now, only *Apis mellifera* ssp. *adansonii* and *Anthidium (Icteranthidium) ferrugineum* ssp. *discoidale* were recorded in Mali. *Apis mellifera* ssp. *adansonii* is threatened by human activities. But man-made environmental changes seem to produce effects on the composition of many other aculeate Hymenoptera.

Key words. West Africa, Mali, Hymenoptera, Apoidea, Vespidae, Pompilidae, distribution.

Introduction

Although most bees are important pollinators and wasps predators, the knowledge of their diversity and ecology remains very poor. Contemporary investigations of bees and aculeate wasps of the southern margin of the Sahara and the West African savannahs do not exist. But Hymenoptera, especially bees, have a large impact on the species composition of the natural savannah vegetation. Aculeate wasps are important in the regulation of other insect populations e.g. beetle larvae and caterpillars. Many species of bees and aculeate wasps of the arid and semi-arid savannahs of Africa are in danger of extinction due to increasing habitat destruction (Gess & Gess in: LaSalle & Gould 1993). During a journey through the southern part of Mali from 27th January 1995 to 27th February 1995, different species of aculeate Hymenoptera were collected by the author. All the specimens found in this study are recorded in Mali for the first time, apart from *Apis mellifera* ssp. *adansonii* and *Anthidium* (*Icteranthidium) ferrugineum* ssp. *discoidale*. A general work about African bees south of the Sahara was published by Friese at the beginning of the 20th century. Several recent revisions have been made for individual bee genera, e.g. *Thyreus* (Eardly 1991), *Xylocopa* (Eardley 1983), *Ceratina* (Daly 1983, 1988), *Megachile*, *Chalicodoma* and *Creightoniella* (Pasteels 1965), *Anthidium* (Pasteels 1984; Pauly 1990, 1998) . Due to these studies concentrating on single genera, they present a limited picture of the situation and an overview giving precise estimates for tropical Africa is not available. Hence in this paper only a narrow spectrum of the bee fauna of Mali could be presented.

Localities

The Republic of Mali is the largest country in West Africa measuring about 1.25 million km^2. More than half of the area is extremely arid desert (part of the Sahara), the adjacent region to the south belongs to the Sahel and is arid savannah. Nearly one third of the country is part of a semi-arid to humid savannah belt. The visited localities (see Fig. 1) Bamako (12°39' N, 7°58' W), Bla (12°56' N, 5°45' W), Bandiagara (14°20' N, 3°36' W) and Ireli (14°34' N, 3°15' W) are situated south of the Niger river. They are part of the sub-Sahalien belt with a semi-arid Sudan savannah vegetation. The capital Bamako is situated on the banks of the Niger river and is located in dense tree-savannah. The natural vegetation of Bla, Ireli and Bandiagara is an open tree-savanna seriously affected by human activities. Overgrazing and the demand for wood are the reasons for the destruction of the natural forests. During the dry winter season there is little rainfall. Hence the soil is sparsely covered with vegetation. Bees and other nectar and pollen collecting animals depend on the presence of flowering plants. During the winter, bees concentrate on blooming trees and bushes like *Guiera senegalensis, Citrus* spp., *Mangifera indica* and *Acacia* spp. Therefore a lot of Hymenoptera species could be observed and collected near human settlements e.g. in gardens and at watering places.

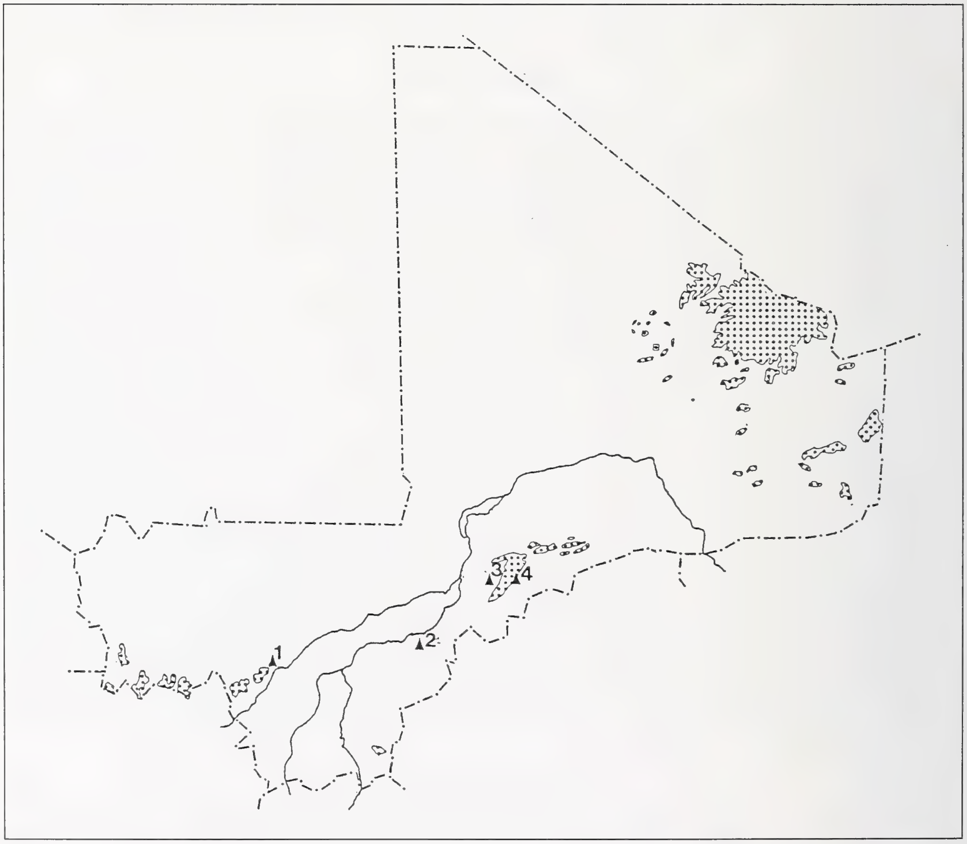


Fig. 1: Map of Mali showing the localities mentioned in the text. 1 – Bamako, 2 – Bla, 3 – Bandiagara, 4 – Ireli.

Material and methods

Most of the material was collected by the author with a hand net and by H. Meinig by hand. The most successful location found for catching aculeate Hymenoptera was a watering place for cattle in dry savannah near the village Bla. The mud-holes around this area were highly attractive to a large variety of Hymenoptera species.

Trees and bushes in bloom are important rendezvous places for male bees, and sources of food for female bees and many other insect species. The twigs of larger trees are used as nesting sites e.g. by *Xylocopa*; roofs and walls are inhabited by different wasp species.

The specimens collected near Ireli (Falaise de Bandiagara) were also caught in the neighbourhood of human settlements.

The Apidae were determined by the author at least to the genera and when possible to the species. Notes on the distribution are included where known. The Pompilidae were determined by R. Wahis (Faculté universitaire des Sciences agronomiques, Gembloux, Belgium), the Vespidae by Dr. J. Gusenleitner (Oberösterreichisches Landesmuseum, Linz, Austria) whose data are included without further comments from the author. Further details about the distribution and ecology of the Vespidae are not available.

Results

Apoidea

Apidae

Apis mellifera ssp. *adansonii* Latreille, 1804
Location: Bla, Ireli and Bandiagara
Distribution: West Africa, a region spreading from Senegal to Niger in the north, to Zaire in the south.

Observed in hollow trees, mainly in open trunks of *Adansonia digitata*. The West African subspecies of the honey bee is still a wild living animal with perhaps the largest area of distribution of all honeybee races in Africa. In Mali bee-keeping with movable frames is not practiced. More common are tubes made of elephant grass placed in trees to attract swarms. But usually all combs are cut out of the trees, the whole colony being destroyed by this. Bee-keeping experiments carried out by German volunteers in 1993/94 were not very successful (Thomas Authmann pers. comm.).

Today *Apis mellifera adansonii* is endangered because of the increasing demand for honey and wax, and the contemporary decrease of old and hollow trees.

Trigona gribodoi Magretti, 1884
Number and sex: 9 females
Date and Location: 30.01.1995 (2 females), 06.02.1995 (4 females), Bla, 11.02.1995 (3 females) Ireli (Falaise de Bandiagara), licking sweat from human bodies
Distribution: Widespread species in subsaharan Africa.

Anthophoridae

Allodape albitarsis Friese, 1924
Number and sex: 1 male
Date and Location: 30.01.1995, Bla, human settlement, garden
Distribution: Reported in Eritrea.

Allodape minuta Friese, 1924
Number and sex: 3 females
Date and Location: 30.01.1995 (2 females), Bla, human settlement, garden, 09.02.1995 (1 female), Bandiagara, human settlement, near *Citrus* spp.
Distribution: unknown.

Anthophora nr. *albigena* Lepeletier, 1841
Number and sex: 2 males
Date and Location: 09.02.1995, Bandiagara, human settlement, garden.

Distribution: *A. albigena* is known in south and southeastern Europe and from "Palestine" (Alfken 1938).
Comment: The two collected specimens look very similar to the European species. But the colour of the face is more yellowish with two basal black spots at the clypeus and distal fringes of sternites 2-6 with white instead of black hairs and also white laterally.

Anthophora circulata (Fabricius, 1781)
Number and sex: 1 male
Date and Location: 11.02.1995, Ireli (Falaise de Bandiagara), near a creek in a rocky habitat.
Distribution: Africa south of the Sahara.

Anthophora nigroclypeata Friese, 1909
Number and sex: 2 females, 1 male
Date and Location: 01.02.1995 (1 female), 03.02.1995 (1 female/1 male), Bla, 1 female at a watering place for cattle, 1 female on blossoms of *Acacia* spp., male near the same tree.
Distribution: Reported from Togo and Accra (Ghana).

Anthophora nubica Lepeletier, 1841
Number and sex: 1 male
Date and Location: 09.02.1995, Bandiagara, on *Acacia* spp. in a garden.
Distribution: Reported in Senegal, Kameroon, Sao Tomé, Congo and Sudan.

Anthophora plumipes auct. nec (Pallas, 1772)
Number and sex: 3 females
Date and Location: 03.02.1995, Bla, watering place for cattle.
Distribution: Africa south of the Sahara.

Ctenoceratina paulyi Daly, 1988
Number and sex: 2 females
Date and Location: 31.01.1995, Bla, human settlement, near *Citrus* spp.
Distribution: Wooded grasslands of West Africa. Reported from Senegal, Gambia, Nigeria and Burkina Faso.

Pithitis (*Ceratina*) *citriphila* (Cockerell, 1935)
Number and sex: 1 male
Date and Location: 31.01.1995, Bla, near *Citrus* spp.
Distribution: Reported in Yemen, Egypt, Ethiopia, Sudan, Kenya, Uganda and Tanzania.

Thyreus pretextus (Vachal, 1903)
Number and sex: 1 female
Date and Location: 28.01.1995, Bamako, banks of the Niger river.
Distribution: Widespread species in subsaharan Africa. The host of this species is not known.

Thyreus vachali (Friese, 1905)
Number and sex: 1 female
Date and Location: 11.02.1995, Ireli (Falaise de Bandiagara), together with *Anthidium* (*Icteranthidium*) *ferrugineum* spp. *discoidale* on the blossoms of an unidentified flower.
Distribution: Africa south of the Sahara.
Thyreus is a genus of cleptoparasitic bees, the host is not known.

Xylocopa citrina Friese, 1909
Number and sex: 1 male
Date and Location: 30.01.1995, Bla, human settlement, near *Guiera senegalensis*.
Distribution: Reported from "Congo" (Friese, 1909).

Xylocopa hottentotta Smith, 1854.
Number and sex: 1 female
Date and Location: 09.02.1995, Bandiagara, human settlement, in a hollow twig.
Distribution: Widespread species in Africa.

Xylocopa modesta Smith, 1854
Number and sex: 1 female
Date and Location: 31.01.1995, Bla, human settlement, in a hollow twig.
Distribution: Widespread species in Africa.

Xylocopa pubescence Spinola, 1838
Number and sex: 2 females
Date and Location: 31.01.1995, Bla, human settlement, garden, 09.02.1995, Bandiagara, on *Acacia* spp.
Distribution: Widespread species in Africa.

Megachilidae

Anthidium (*Icteranthidium*) *ferrugineum* ssp. *discoidale* Latreille, 1809
Number and sex: 2 males, 1 female
Date and Location: 11.02.1995, Ireli (Falaise de Bandiagara), on blossoms of an unidentified flower.
Distribution: This subspecies has a wide range of distribution. It has been reported in Turkmenistan, Arabia, Turkey, Syria, Israel, Cyprus, Africa north of the Sahara (K. Warncke 1980) and south of the Sahara from Senegal, Mali, Burkina Faso and Chad (Pasteels 1984).

Megachile (*Chalicodoma*) *armipygata* Strand, 1911
Number and sex: 1 male
Date and Location: 09.02.1995, Bandiagara, on *Acacia* spp.
Distribution: Reported in Senegal, Ghana, Congo.

Megachile (*Chalicodoma*) *cyanipennis* Guérin-Meneville, 1845
Number and sex: 2 females
Date and Location: 06.02.1995, Bla, watering place for cattle.
Distribution: Reported in Senegal, Nigeria, Ghana, Egypt and Sudan.

Megachile (*Creightoniella*) *discolor* Smith, 1853
Number and sex: 1 male
Date and Location: 31.01.1995, Bla, watering place for cattle.
Distribution: Subsaharan Africa.

Megachile (*Chalicodoma*) *rufipes* Fabricius, 1781
Number and sex: 1 male
Date and Location: 30.01.1995, Bla, watering place for cattle.
Distribution: Widespread species in subsaharan Africa.

Megachile (Eutricharaea) stellarum Cockerell, 1920
Number and sex: 1 female
Date and Location: 31.01.1995, Bla, watering place for cattle.
Distribution: East and southeast Africa, first record for West Africa.

Halictidae

Pseudapis (*Nomia*) *tegulata* Vachal, 1897
Number and sex: 1 male
Date and Location: 31.01.1995, Bla, human settlement, garden.
Distribution: Reported in Senegal.

Nomioides (*Cellaria*) *arnoldi* Friese, 1913
Number and sex: 1 female
Date and Location: 30.01.1995, Bla, *Guiera senegalensis* Friese (1913, p. 585) described *Cellaria* as a new subgenus of *Nomioides* with only one species known from Bulawayo (Zimbabwe). C2 of the forewing of *Cellaria* is pedunculate above. The collected female specimen from Mali shows exactly the same characters as the original description of subgenus and species.
Distribution: Reported in Zimbabwe.

Nomioides fasciatus Friese, 1898
Number and sex: 8 females
Date and Location: 30.01.1995 (1 female), *Guiera senegalensis*, 09.02.1995 (1 female), 14.02.1995 (6 females) Bandiagara, *Citrus* spp.
Distribution: Egypt, Namibia.

Pompilidae (det. R. Wahis)

Cyphononyx bretoni (Guérin-Meneville, 1843)
Number and sex: 1 female
Date and Location: 28.01.1995, Bamako, banks of the Niger river.
Distribution: Tropical Africa (R. Wahis pers. comm.), northern Africa (Maghreb), Egypt, Syria, Palestine and southern Iberian Peninsula.

Hemipepsis vindex (Smith, 1855)
Number and sex: 1 female
Date and Location: 06.02.1995, Bla, watering place for cattle.
Distribution: Tropical Africa (Wahis 1966).

Schistonyx semitestaceus Haupt, 1930
Number and sex: 2 females
Date and Location: 03.02.1995 (1 female), Bla, watering place for cattle, 09.02.1995 (1 female), Bandiagara, banks of the Yamé river.
Distribution: Reported in Senegal and Burkina Faso, first record for Mali (R. Wahis pers. comm.).

Vespidae (det. J. Gusenleitner)

Eumeninae

Delta e. emarginatum (Linnaeus, 1758)
Number and sex: 2 females, 1 male
Date and Location: 31.01./03.02.1995, Bla, savannah.

Delta esuriens gracile (Saussure, 1852)
Number and sex: 2 females
Date and Location: 03.02.1995, Bla, garden,1 female, 11.02.1995, Bandiagara.

Delta fenestrale (Saussure, 1852)
Number and sex: 2 females
Date and Location: 31.01./03.02.1995, Bla, nesting sites under a roof.

Delta subfenestrale (Giordani Soika, 1939)
Number and sex: 1 female
Date and Location: 03.02.1995, Bla, watering place for cattle.

Tricarinodynerus ventralis (Saussure, 1890)
Number and sex: 1 female
Date and Location: 03.02.1995, Bla, savannah near human settlement.

Rhynchium marginellum (Fabricius, 1793)
Number and sex: 1 female
Date and Location: 03.02.1995, Bla, watering place for cattle.

Synagris spiniventris (Illiger, 1802)
Number and sex: 1 female
Date and Location: 09.02.1995, Bandiagara, garden.

Polistinae

Polistes fastidiosus Saussure, 1853
Number and sex: 1 male
Date and Location: 03.02.1995, Bla, watering place for cattle.

Polistes marginalis (Fabricius, 1775)
Number and sex: 1 male
Date and Location: 31.01.1995, Bla, watering place for cattle.

Belanogaster j. juncea (Fabricius, 1781)
Number and sex: 2 females
Date and Location: 03.02.1995, Bla, human settlement.

Conclusion

Little is known about the order Hymenoptera in the savannahs of West Africa. Many species of aculeate Hymenoptera remain to be described and many of those species that are described are not recognizable. Only 26 specimens of the solitary bees from more than 60 collected in Mali could be determined to a species level. The majority of bees are represented by the genera *Lasioglossum* but identifying to a species level was impossible. In West Africa as in other semi-arid areas bees are perhaps the most important pollinators of angiosperms (LaSalle & Gould 1993). Though the honeybee *A. m. adansonii* is a widespread species, it is not able to pollinate every flowering plant (Guinko et al. 1992a,b). Other insect taxa like beetles (Coleoptera) and flies (Diptera) or pollinating vertebrates like sunbirds and fruitbats are less important. Nectar is the primary energy resource of adult aculeate wasps and bees. Pollen is the primary protein resource for bee larvae. Aculeate wasps of the family Vespidae are important predators providing their larvae with phytophagus insects. Eumeninae mainly prey upon pest species, e.g. foliage feeding butterflies; Pompilidae prey upon spiders. All collected Hymenoptera are dependent upon a diverse composition of vegetation and the associated insect fauna. But the presence of aculeate Hymenoptera bees and wasps depends on more than foraging requirement. The habitat must also provide a nest site and nest material. A lot of genera like *Anthophora* and all collected Pompilidae are ground nesting species. Many other wasps and bees nest within plants (e.g. *Xylocopa, Megachile*) or on plants (e.g. *Apis)*, or in association with human settlements (e.g. *Polistes*). Water is an additional requirement as shown by the high number of species collected at a watering place for cattle in Bla. Changes in availability of nesting sites, water sources and vegetation could produce effects on the composition of Hymenoptera. In all visited localities these changes are obvious and caused by intensive agricultural land use, man-made fire and the increasing demand for wood. The natural species composition of plants, and the structure of soil in the visited localities Bla and Bandiagara are seriously affected by stock-farming and the cultivation of millet. But to get further information about the status and biology of Hymenoptera species in the semi-arid areas of Mali, much more investigation is necessary.

Acknowledgements

It would have been impossible for the author to carry out this work without the help and cooperation of many people. Special thanks to M. and M. Ohletz, DED Bandiagara, now Erftstadt, E. and M. Schinke, DED Bla, now Hattingen, for their hospitality. Many thanks to H. Meinig, Werther, who made this trip possible, and for his helpful company during the visit. I am greatly obliged to R. Wahis and Dr. J. Gusenleitner for determining the "wasps". I am also grateful to Dr. Frank Koch for permitting me to examine the collection at the Institut für Systematische Zoologie, Museum für Naturkunde, Humboldt-Universität zu Berlin. Trevor Pocock, Jena, checked the English language.

Zusammenfassung

Bei Untersuchungen an verschiedenen Orten im südlichen Teil Malis (West-Afrika) konnten 26 Arten der Apoidea, 3 der Pompilidae und 10 der Vespidae nachgwiesen werden. Die meisten Arten wurden im Bereich von Ortschaften gesammelt. Während der Trockenzeit sind Tränken und Gärten für Bienen und Wespen außerordentlich attraktiv. Bisher sind nur *Apis mellifera* ssp. *adansonii* und *Anthidium (Icteranthidium) ferrugineum* ssp. *discoidale* in Mali nachgewiesen worden. *Apis mellifera* ssp. *adansonii* ist durch menschliche Aktivitäten gefährdet. Anthropogene Umweltveränderungen wirken sich aber vermutlich auch auf eine Reihe weiterer aculeater Hymenopteren aus.

References

Alfken, J. D. (1938): Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Bienenfauna von Palästina mit Einschluß des Sinai-Gebirges (Hym. Apid.). – D. ent. Z. 1938: 418–433.

Daly, H. V. (1983): Taxonomy and ecology of Ceratinini of North Africa and the Iberian Peninsula (Hymenoptera: Apoidea). – Systematic Entomology 8: 29–62.

Daly, H. V. (1988): Bees of the New Genus *Ctenoceratina* in Africa South of the Sahara (Hymenoptera: Apoidea). – Entomology Vol. 108, 69 S.

Eardley, C. D. (1983): A taxonomic revision of the genus *Xylocopa* Latreille (Hymenoptera: Anthophoridae) in southern Africa. – Entomology Mem. Dep. Agric. Wat. Supply Repub. S. Afr. 58: 1–67.

Eardley, C. D. (1987): Catalogue of Apoidea (Hymenoptera) in Africa south of the Sahara. Part I. The Genus *Xylocopa* Latreille (Anthophoridae). – Entomology Mem. Dep. Agric. Wat. Supply Repub. S. Afr. 70: 1–20.

Eardley, C. D. (1991): The Melectini in Subsaharan Africa (Hymenoptera: Anthophoridae). – Entomology Mem. Dep. Agric. Wat. Supply Repub. S. Afr. 82: 1–49.

Eardley, C. D. (1993): Complementary descriptions and new synonyms of some Afrotropical Anthophoridae (Hymenoptera). – African Entomology Vol. 1(2), 145–150.

Friese, H. (1909): Die Bienen Afrikas nach dem Stande unserer heutigen Kenntnis. – In: L. Schultze, Zoolog. und Anthropol. Ergebnisse einer Forschungsreise im westlichen und zentralen Süd-Afrika. Denkschr. med.-naturw. Ges. 14: 83–475.

Friese, H. (1911): Nachtrag zu „Bienen Afrikas“. – Zool. Jb. 30: 651–670.

Friese, H. (1913): II. Nachtrag zu „Bienen Afrikas“. – Zool. Jb. 35: 581–598.

Friese, H. (1923): III. Nachtrag zu „Bienen Afrikas“. – Zool. Jb. 46: 1–42.

Friese, H. (1924): Über die Arten der Bienengattung *Allodape* in Afrika (Hym. Apid.). – D. ent. Z.: 65–81.

Friese, H. (1925): IV. Nachtrag zu „Bienen Afrikas“. – Zool. Jb. 49: 501–512.

Gess, F. W. & S. K. Gess (1993): Effects of Increasing Land Utilization on Species Representation and Diversity of Aculeate Wasps and Bees in the Semi-arid Areas of Southern Africa. – In: J. LaSalle & I. D. Gould, Hymenoptera and Biodiversity, 83–113.

Guinko, S., W. Guenda, Z. Tamini & I. Zoungrana (1992a): The melliferous plants of the western region of Burkina Faso. – In: R. Wittig & S. Guinko, Studien zur Flora und Vegetation von Burkina Faso und seinen Nachbarländern Band 1. Verlag Natur & Wissenschaft, 27–46.

Guinko, S., M. Sawadogo & W. Guenda (1992b): Studies of melliferous plants in the rainy season and some aspects of the honey-bees behaviour in the area of Quagadougou, Burkina Faso. – In: R. Wittig & S. Guinko, Studien zur Flora und Vegetation von Burkina Faso und seinen Nachbarländern Band 1. Verlag Natur & Wissenschaft, 47–56.

LaSalle, J. & I. D. Gould (1993): Hymenoptera: Their Diversity, and Their Impact on the Diversity of Other Organisms. – Hymenoptera and Biodiversity, 1–26.

Pasteels, J. J. (1965): Révision des Megachilidae (Hymenoptera Apoidea) de L'Afrique Noire. Les Genres *Creightoniella, Chalicodoma* et *Megachile* (s. str.). B Annls. Mus. r. Afr. cent., Sciences Zoologiques 137, 579 pages.

Pasteels, J. J. (1984): Révision des Anthidiinae (Hymenoptera Apoidea, Megachilidae) de L'Afrique subsaharienne. B Mémoires de la Classe des Sciences Coll. IN-4° – 2e série, 19 (1): 1–165.

Pauly, A. (1990): Classification des Nomiinae africains (Hymenoptera Apoidea Halictidae). – Annls Mus. r. Afr. cent., Sciences Zoologiques 261, 206 pages.

Pauly, A. (1998): Hymenoptera Apoidea du Gabon. – Annls Mus. r. Afr. cent., Sciences Zoologiques 282, 121 pages.

Ruttner, F. (1988): Biogeography and Taxonomy of honeybees. – Springer; Berlin, Heidelberg, New York, 284 S.

Scheuchl, E. (1995): Illustrierte Bestimmungstabellen der Wildbienen Deutschlands und Österreichs. Band I: Anthophoridae. – Eigenverlag, 158 S.

Wahis, R. (1966): Recherches systématisues sur les *Hemipepsis* indo-orientales et australiennes. VIII. – Sur les espèces du sous-genre *Moropepsis* Banks, 1934 (Hymenoptera Pompilidae, Pepsinae). – Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg. 42 (12): 1–17.

Warncke, K. (1980): Die Bienengattung *Anthidium* Fabricius, 1804 in der Westpaläarktis und im turkestanischen Becken. – Entomofauna 1 (10): 119–209.

Hilmar Rathjen, Itzehoer Weg 4, D-20251 Hamburg

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 1–2	S. 89–101	Bonn, Dezember 2001

Enchytraeidae as prey of Dolichopodidae, recent and in Baltic amber (Oligochaeta; Diptera)

Hans Ulrich & Rüdiger M. Schmelz

Abstract. A piece of Baltic amber with two inclusions, an enchytraeid worm fragment and a dolichopodid fly, is described. The morphological account of the enchytraeid fragment includes details on number, shape and distribution of the chaetae. It is the first detailed description of an oligochaete in Baltic amber. Field observations of recent Dolichopodidae preying on Enchytraeidae are reported. The available evidence suggests that the fossil worm fragment was carried into the resin by the fly as its prey. Thus, this piece provides a fossil record of predation by Dolichopodidae on Enchytraeidae, and points to a plausible explanation as to how the oligochaete worms found as rare inclusions in Baltic amber could have been trapped in the resin.

Key words. Baltic amber, Enchytraeidae, Dolichopodidae, predation.

Introduction

The present paper reports on a piece of Baltic amber with two inclusions, a dolichopodid fly and an enchytraeid worm, and on recent observations by which the common fate of the two animals may be explained.

Recent Dolichopodidae were observed as adults preying on Enchytraeidae. As will be shown in the relevant paragraphs, the piece of amber presents several traits which may be taken for evidence that the worm was carried into the resin by the fly as its prey.

The authors of this joint paper are specialists in the families involved, the Enchytraeidae (R.M.S.) and Dolichopodidae (H.U.), respectively. Each studied the representatives of his group among the available material, both recent and fossil, and will discuss his observations. Thus, each is responsible for the section concerned with the worm and the fly, respectively.

A preliminary report of our observations was presented at the 4th International Congress of Dipterology in Oxford, U.K., September 1998 (Ulrich & Schmelz 1998). Two of our photos taken from the amber piece were published in colour, with a concise explanatory text based on our interpretation, in the amber book by Weitschat & Wichard, 1998, pp. 54–55. [N.B. The author of the dolichopodid species is not Meigen but Meunier.]

The amber piece

The specimen (Fig. 1) was offered to the senior author and purchased by him for an amber collection of Diptera to be built up and deposited at his home institution (ZFMK). According to information from the dealer, it originated from the Eastern Baltic deposits in Kaliningrad District.

The amber piece was flattened and polished to facilitate the study of both objects, the worm and the fly. The embedding of the inclusions is rather good. Within the piece, a curved plane roughly parallel to its upper surface marks the joint or cleft between two layers formed by successive resin flows. In the figures it is seen from its convex side, and is discernible by a delimited area around the worm (Fig. 4), reflexions, and by a stellate hair fibre (the contorted fibre left of the worm) and some smaller particles lying in it. The worm is lying flat in this plane, whereas the fly is lying on its left side and slightly oblique, with its legs partly in and its trunk and wings above the convex surface. Apparently this was the surface of the resin on which the animals were trapped. Although sticky, however, the resin must have been rather viscous, for neither of the two animals sank in: the worm remained lying flat on its surface, while most of the fly remained outside before both were completely embedded by a sub-sequent flow.

The left side of the fly's trunk, i.e. the reverse when viewed as in Fig. 1, is covered by white emulsion. Apparently this was the off-light side of the inclusion facing the substrate covered by the resin (Schlüter & Kühne 1975), just as the concave side of the curved plane mentioned above faced the substrate. So, both structures point to the same direction and confirm that Fig. 1 is a view on the outer surface of the resin mass as it was when the animals were trapped.

The position of both inclusions on the same plane proves that both were trapped at the same time or, at least, in the short time between two resin flows.

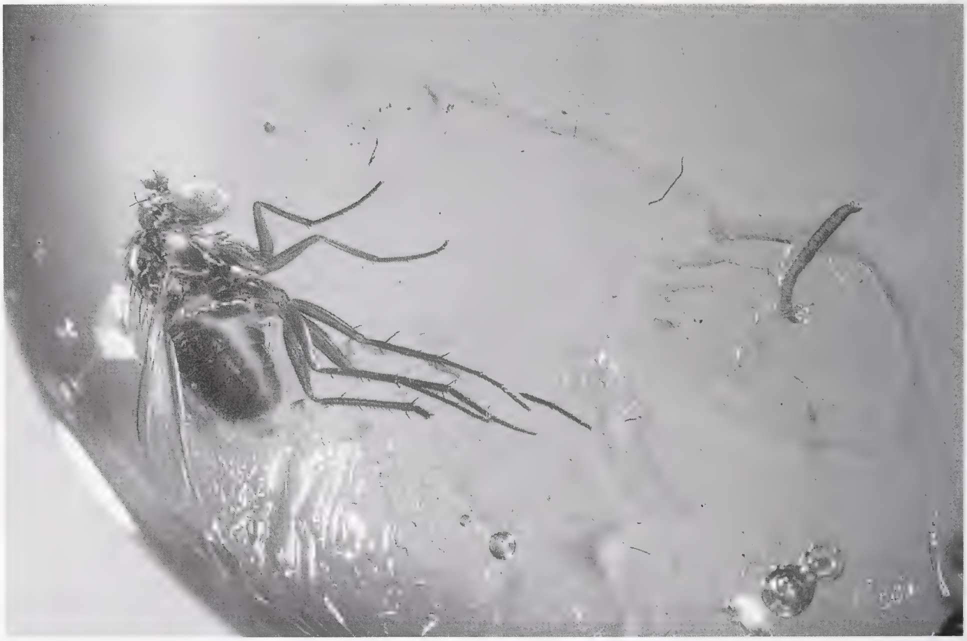


Fig. 1. The dolichopodid fly, *Gheynia bifurcata* ♀, and the enchytraeid worm (right) lying in the amber piece.

Authentic or forged?

A forgery can be excluded for various reasons:

- The piece contains stellate hairs and individual fibres thereof, which proves that it consists of amber and not of any artificial mounting medium.
- It is rather clear, without any disturbances around the inclusions which could be explained as traces of an artificial implantation.
- The fly is covered on its lower side by a white emulsion produced by exudation from its body, as frequently found on amber inclusions.
- It belongs to a genus, *Gheynia* Meunier, which is unknown from the World's recent fauna but rather common in Baltic amber.
- Since predation on worms by Dolichopodidae is not widely known, it is hard to imagine that a forger could have known about it and made an artificial mount of predator and prey. The dealer was not aware either of the biological context when he offered the specimen, and although it was explained to him, he still offered it at a moderate price which would have been too cheap for a perfect forgery.
- Last but not least, the following paragraphs will show that all evidence fits together to allow a reconstruction of what happened in the last hours of the animals' lives so well, that it can hardly be a product of forgery.

The fly

(H. Ulrich)

Recent observations in the field

Dolichopodidae with Enchytraeidae as prey were observed repeatedly since 1968 in woods in southern and western Germany (Murnauer Moos, Upper Bavaria; Härtsfeld, Swabian Jura; Eifel). Some of the flies were photographed, some were taken together with their prey and preserved in ethanol. The observations include the following species and sexes (classification after Ulrich 1981): Rhaphiinae: *Rhaphium crassipes* (Meigen) ♀, *Argyra auricollis* (Meigen) ♀, and *Argyra* sp. indet. ♀; Dolichopodinae: *Dolichopus atripes* Meigen ♀, *D. nigricornis* Meigen sensu Parent [= *discifer* Stannius] ♀ and ♂, *D. popularis* Wiedemann ♀ and ♂, *D. ungulatus* (Linnaeus) ♀, *Gymnopternus aerosus* (Fallén) ♀, *Hypophyllus crinipes* (Staeger) ♀, and *H. obscurellus* (Fallén) ♀.

Most of the flies were seen perching on leaves of low herbage with a worm held by the proboscis (Figs 2–3), but some were observed on the soil searching for prey and catching worms. Preying on Enchytraeidae appears to be a common habit of adult Dolichopodidae, which can be observed wherever the flies are abundant and the worms are accessible to them.

The normal procedure is as follows: A fly roves about on the soil in search of prey, walking with some quick and short steps and stopping, walking again, sometimes leaping a few centimetres or flying to another place. It inspects small hollows and cracks in the soil, finds at last an accessible worm in its tube, stoops down and apparently seizes the worm with its proboscis.

The Dolichopodidae are known to use their labella for grasping prey and for holding it firmly while sucking it out. This was first described and figured for *Medetera* Fischer and a psychodid fly as prey, by Fischer (1819) who, however, misunderstood his observations as swallowing. This error was corrected by Macquart

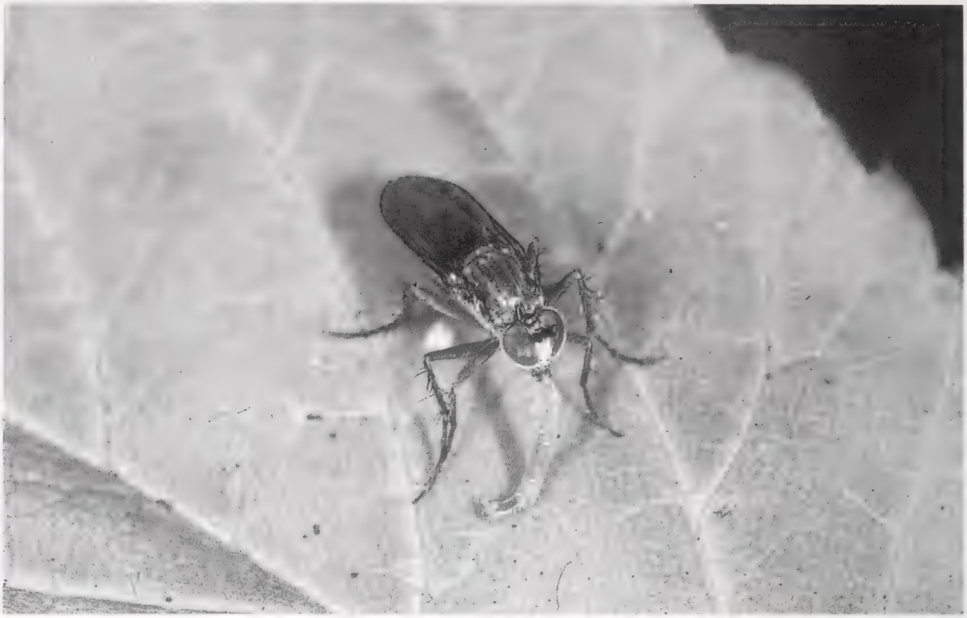


Fig. 2. *Dolichopus ungulatus* ♀ with an enchytraeid. The worm has been grasped at some distance from its end which is folded back. Swabian Jura, Härtsfeld, 10 July 1970.

(1828a: 15–16, 1828b: 227–228). The mouthparts of Dolichopodidae have been studied repeatedly. A classical account of their structure and function was published by Snodgrass (1922), extensive comparative descriptions by Cregan (1941) and Satô (1991).

Having seized the worm, the fly tries to pull it out from its tube. This, if successful, is normally done in two steps: first the worm is pulled forth for part of its length, subsequently a second attempt is made to pull it out as a whole. If the fly succeeds and the worm is exposed for all its length, a heavy struggle follows: the worm squirms vigorously, beats around and has a good chance to be released by the fly and not to be attacked again. The larger the worm is in proportion to the fly, the better is its chance to get free. During the fly's second attempt it may happen that the worm is torn in two pieces and the fly gets a fragment only to feed on.

If the fly keeps hold of the worm, it will normally take off and fly to a leaf to feed on its prey there. The worm is hanging down from the fly's proboscis, held by the labella. It squirms as long as it can, while it is rhythmically moved up and down by the fly, apparently by alternate retraction and protraction of the labium. By these movements the end of the prey held between the labella is probably pushed against the epipharyngeal armature which serves to lacerate its body wall (see Snodgrass 1922).

In all cases observed by me, the flies did not use their legs to support the labella in seizing or holding the prey. However, a female of *Argyra auricollis* did use a fore leg

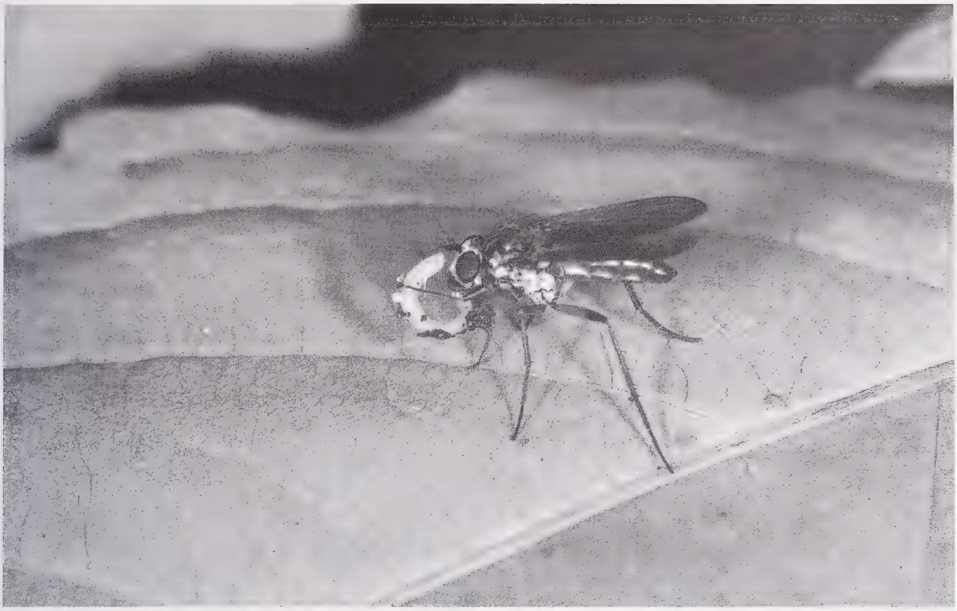


Fig. 3. *Argyra auricollis* ♀ with an enchytraeid. The fly is warding off the squirming worm with its left fore leg. Note the soil particles adhering to the worm. Upper Bavaria, Murnauer Moos, 23 July 1968.

to keep a squirming worm off its head (Fig. 3). Similar observations by Cregan (1941: 14) on *Dolichopus ramifer* Loew may be interpreted so. In other cases (*Hypophyllus obscurellus*) it seemed that the fly tried to press the worm against the soil with its legs during the struggle after capture.

In contrast, *Hydrophorus* Fallén has been observed holding insect prey with the fore legs (Aldrich 1911: 45, Williams 1939: 307, Peterson 1960: 270), which are used both for predation and, by the male in a pair, for holding the female (Dyte 1988; Lunau, unpublished photo; inferred from sexual dimorphism by Aldrich 1911: 48). Use of the fore legs as predatory legs has also been reported for other hydrophorine genera, viz., *Scellus* Loew, *Hydatostega* Philippi, *Thinophilus* Wahlberg, and *Aphrosylus* Haliday (Doane 1907, Harmston 1948, Roubaud 1903).

Most of the flies met with a worm were females. This conforms to the common experience that female flies are more voracious as predators than males, and can be explained by the need of protein food for production of eggs. However, males did feed on Enchytraeidae too, as observed in *Dolichopus nigricornis* and *D. popularis*.

While searching for Enchytraeidae, some of the flies met insects which would have been a suitable prey too, but apparently did not take notice of them. It appears that the worms were more attractive. Nevertheless, the published record of Dolichopodidae preying on oligochaete worms is scanty, whereas preying on insects has been recorded frequently. Wahlberg (1845, quoted in English by Lundbeck 1912: 15) described predation on Naididae by Dolichopodidae of various subfamilies on a muddy seashore. Aldrich (1922) mentions oligochaete worms besides dipterous larvae as prey of the adults, Cregan (1941) observed *Dolichopus* Latreille extracting annelids from the soil, Lunau (1993) mentions Enchytraeidae and Tubificidae among the prey of *Poecilobothrus* Mik. Observations by Negrobov and Pogonin on oligochaete worms, apparently Enchytraeidae, as predominant food of Dolichopodidae are reported and demonstrated by photos in an unpublished thesis (Pogonin 1984). (I wish to thank A. Stark who called my attention to this account, and O.P. Negrobov who sent me copies of the relevant paragraph.)

The fossil fly

The fly is a female and was identified *Gheynia bifurcata* Meunier. It is 2 mm long.

Gheynia can be recognized by the shape of the third antennal joint (postpedicel, Stuckenberg 1999), with projections above and below the insertion of the arista (stylus) which are longer in the male, short but still discernible in the female (see figures in Meunier 1908a: 8 and 1908b: 57). A similar shape is found in some recent species of *Chrysotus* Meigen, particularly so in *C. furcatus* Robinson and *C. hilburni* Woodley (see Robinson 1964 and Woodley 1996). Meunier (1907–1908) regarded *Gheynia* (wrongly emended to *Gheynius*) as an aberrant representative of his genus *Palaeochrysotus* [now recognized as a junior synonym of *Paleomedeterus* Meunier]. He placed both close to *Chrysotus* and included them in a common key to species (1907: 199, 209–210; 1908a: 8–9; 1908b: 9, 13–15, 56–59). However, the specimen of *Gheynia* discussed here, as well as other specimens examined from Baltic amber, have an anterior pre-apical bristle on each mid and hind femur as in Sympycninae, whereas the recent *Chrysotus* species cited above agree, according to their descriptions, with the ground pattern of *Chrysotus* and the Diaphorinae in lacking this bristle and having instead an anteroventral row of bristles before the end of the hind femur. So, *Gheynia* cannot be a close relative of *Chrysotus* and even less of *C. furcatus* and *C. hilburni,* and the peculiar antennal shape must have evolved independently. It may be closer to the recent sympycnine *Scotiomyia* Meuffels & Grootaert, whose antennae resemble those of the female (see Meuffels & Grootaert 1997). Selivanova & Negrobov (1997) placed *Gheynia* in the Peloropeodinae.

As stated in the description of the amber piece, the fly is lying on its left side above the surface on which it was trapped, and its left (lower) side is completely covered with white emulsion. In addition, there are small globular masses of emulsion on the right (upper) side above both thoracic spiracles and a thin layer on the right pleural membrane and around the tip of the abdomen. Evidently the thoracic and abdominal spiracles and the anus were the openings through which fluids oozed from the body.

The fly is lying at some distance from the worm with its legs pointing to the worm. The right hind leg is broken between the metatarsus and the second tarsomere, and the distal fragment is separated from the proximal part by a distance equalling the length of the tibia.

All these observations can be explained by the following scenario: The fly with its prey, alighting on the resin, touched the surface with its legs, got stuck and dropped the prey which fell onto the sticky surface. The fly then tilted over to its left side and, pushed by the legs, drifted away from its original position. The right hind leg may have broken when the fly tried to pull it out from the resin. When a tarsus is torn in a living fly or a recently killed one, the unguitractor tendon may adhere to the distal fragment and be drawn out from the proximal part to connect both. Apparently this did not happen in the fossil fly, since no trace of tendon could be discerned in this position. It is likely that the tendon would have been preserved in the amber and should be visible if it was lying exposed.

The worm

(R. M. Schmelz)

Material from recent observations

Recent enchytraeid worms preserved in ethanol were identified as far as possible. They had been collected by the senior author at one of the localities of his field observations, in Upper Bavaria, Murnauer Moos, in wood with *Impatiens noli-tangere* as the dominating element of the herbal layer, 1 and 8 July 1968. The identifications are given below.

A sample collected from the upper stratum of the soil near the surface where Dolichopodidae were searching for prey contained species of *Henlea* Michaelsen, 1889 (23 specimens), *Fridericia* Michaelsen, 1889 (3 specimens) and *Buchholzia* Michaelsen, 1887 (1 specimen). Six worms preserved together with their predators (*Dolichopus popularis* 1♂ 3♀, *Hypophyllus crinipes* ♀, *Argyra auricollis* ♀) were all *Henlea* sp., including 1 complete adult worm with 40 segments and two fragments with hind end.

It is uncertain though unlikely that dolichopodids specifically select *Henlea* species as prey. The selection goes possibly rather by size and occasion. Many *Henlea* species live especially close to the soil surface, up to the Of-horizon. Furthermore, the presence of *Impatiens noli-tangere* indicates a habitat where *Henlea* sp. can be found in high numbers (Schmelz, pers. obs.). In the collection of enchytraeids from the Murnauer Moos, *Henlea* sp. is the dominant genus, but the sample is not representative as the worms were eye-picked and not sampled quantitatively.

The fossil worm

The object is observable from both sides of the amber piece, but the chaetal arrangement is clearly visible only from one side, as viewed in Fig. 4, whereas refractions blur the microscopical details on the other side.

The worm is not complete; one end forms a wound (lower end in Fig. 4, left in Fig. 5). The wound is not closed, shreds of tissue project outside. It is surrounded by a small and highly refractile field, consisting of a mixture of tissue and body fluid. This field is surrounded by a much larger quasi-circular field lying in the same curved plane as the worm fragment and the fly, which was apparently formed by coelomic fluid that had oozed from the wound and spread on the surface of the resin. Its texture is grainy with some scattered granular concentrations, possibly coelomocytes. About half of the worm fragment lies within this field, the wounded end in its centre (Fig. 4, lower half), whereas the other half is outside with its free end rounded and uninjured. As no prostomium and no internal differentiation of the terminal seven segments are discernible, the intact end is most likely the rear end and the fragment the posterior part of the worm.

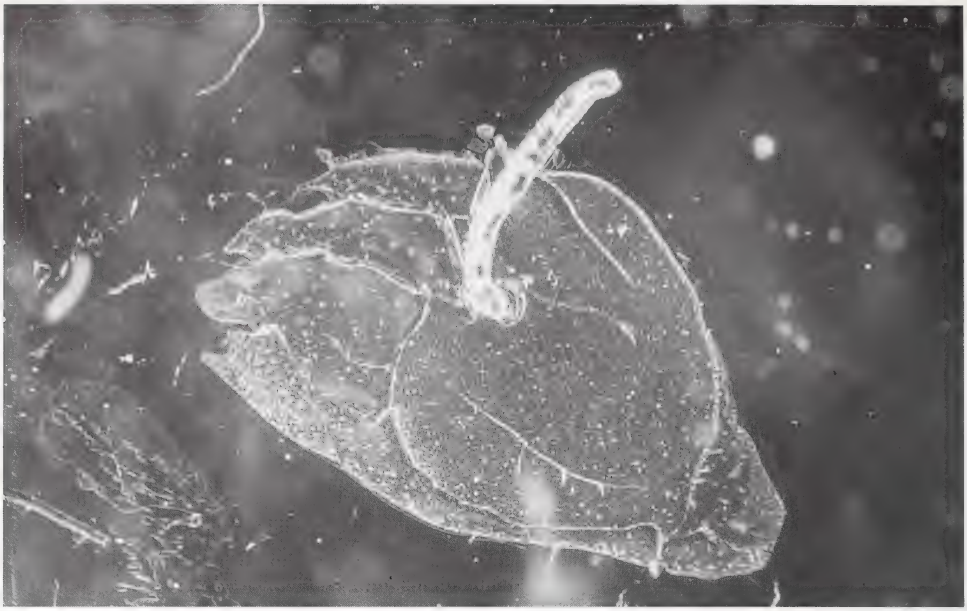


Fig. 4. The worm fragment lying in the field of putative coelomic fluid. Same view as in Fig. 1, higher magnification in darkfield illumination. Intact hind end of worm above, injured end below.

The worm fragment is c. 1400 μm long and 100–200 μm wide. It consists of 31 chaetigerous segments, considerably contracted towards the injured end. There are four chaetal bundles per segment, two lateral and two ventral ones. The dorsal half of the body surface is without chaetae. When viewed from the side with the best optical resolution (Fig. 5), the dorsal body surface is visible in the posterior half of the fragment. Only one lateral chaetal bundle per segment is visible here. Due to a successive torsion of the object, three chaetal bundles are discernible on the opposite side of the fragment, two ventral and one lateral.

There are three chaetae per bundle in all observable cases, in fan-shaped arrangement. The distal part of each chaeta is strongly curved, with a simple, pointed tip (Fig. 5, bottom right).The proximal part inside the body is not observable. The chaetae are fairly stout,estimated lengths and diameters are 40–50 μm and approx. 3 μm respectively. The lateral and ventral chaetae are alike. The chaetae appear to be thicker in lateral view than in top view.

Each segment has a strong secondary annulation. There are 5–8 annuli per segment. The annuli on chaetal level are most prominent. Intersegmental furrows are observable in some segments as clearly marked furrows exactly halfway between the chaetae.

The internal organization of the worm is indistinguishable. Dark brownish food pellets are visible inside the body over the entire length of the fragment including the posterior end.

Systematic position

A posterior end of an oligochaete worm that shows not much more than the chaetal pattern cannot be identified with certainty, because usually mature specimens with complete anterior ends are needed to identify the species. This applies to recent specimens and all the more to a c. 40 million year old fragment. However, if a similar recent worm fragment from a terrestrial subtropical habitat was found it would be determined as an enchytraeid. All observable characters except the strong intersegmental annulation – possibly an artefact due to desiccation before complete inclusion – agree with what is only found in Enchytraeidae. Earthworms (e.g. Lumbricidae, Megascolecidae) are excluded by the presence of three chaetae per bundle and by the size of the fragment which is very small for an earthworm, even if it was a hatchling. Other 'microdrile' oligochaete taxa, most of them aquatic, are excluded by the following combination of characters which is found only in Enchytraeidae: presence of lateral (instead of dorsal) chaetal bundles, lateral and ventral chaetae alike, three per bundle, chaetae curved with simple-pointed tips. Furthermore, the peculiar distribution pattern of the chaetae indicates that the worm belongs to a truly-soil-dwelling rather than an aquatic species: the lateral (rather than dorsal) position of the uppermost chaetal bundles is not found in aquatic microdrile oligochaetes and can be explained as an adaptation to locomotion in terrestrial habitats (Schmelz, in prep.).

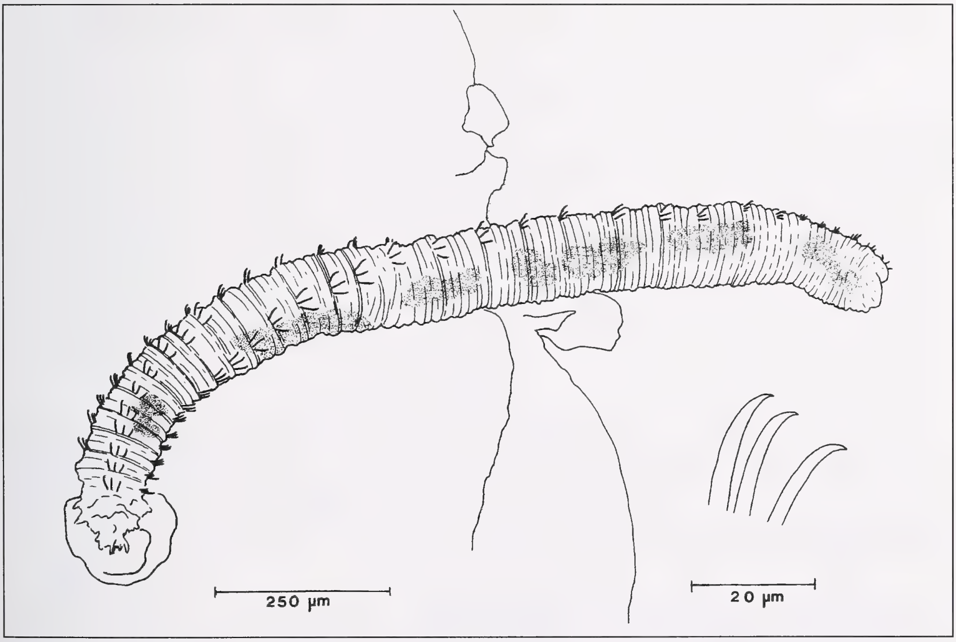


Fig. 5. Details of the worm fragment. Same view as in Fig. 4, but turned so that the intact hind end points to the right. The irregular vertical lines above and below the mid-region of the fragment mark the refractile periphery of the field of coelomic fluid. Bottom right: Distal parts of the chaetae of one bundle, lateral view.

Among all known recent genera of Enchytraeidae, the specimen fits best in *Buchholzia*, the only genus with the character combination of lateral (rather than dorsal) chaetal bundles, more than two chaetae per bundle and curved chaetal tips, but the specimen may also belong to an extinct or a yet unknown recent genus. It should also be stressed that the key criterion that decides on the identity of an enchytraeid, the location of the reproductive organs, is unknown here; so the possibility remains that the specimen belongs to a different family, unknown and extinct, of terrestrial oligochaetes.

Since Menge's description of *Enchytraeus sepultus* from Baltic amber (1866), small and undifferentiated vermiform inclusions have repeatedly been identified as oligochaetes and more specifically as enchytraeids (Bachofen-Echt 1949, Larsson 1978), although this was mainly inferred from recent observations in habitats comparable to the Baltic amber forest. Wunderlich (1996: 205) points at the easy confusion of these "enchytraeids" with nematodes or dipteran larvae. Rarely were characters observed in the inclusions that would prove the oligochaete nature of the object. Chaetae are mentioned only once, but not described (Menge 1866). A clitellum is seen in Bachofen-Echt (1949, fig. 17. p. 22). The present amber inclusion of an oligochaete fragment is the first one from which not only the existence of chaetae is recorded but also their number, shape and distribution is described.

What happened to the worm?

To ask how the worm could be embedded as a fragment, means to ask if it was wounded after being trapped in the resin, or before. Generally, an animal embedded in a fragmentary state might have been partly exposed before it was completely surrounded by resin, and its exposed parts eaten by a predator. This is unlikely in the present case since the worm, lying flat in the surface, did not offer a point of attack to predators, or otherwise the surface of the resin would have been stirred up which would have left traces. So we must assume that the worm was wounded before it got in contact with the resin. This, however, would be unlikely if the worm was either surprised by resin flowing over it or actively crept into the resin, as discussed by Larsson (1978: 117). And, if so, it would lie deep in the amber near the lower surface of the flow. The dolichopodid fly lying beside the fragment offers the explanation that the worm was torn by the fly when it was pulled out from the soil. Shortly after, both must have been trapped on the resin, otherwise there would not have been much coelomic fluid left to spread on the surface.

It may be remarkable that the fragment is the posterior part of the worm. This conforms to the observation that the two available fragments of recent Enchytraeidae preserved together with their predators are posterior parts, too. If the few cases allow the conclusion that the fly normally gets the posterior end, this is another support for our assumption that the worm was the fly's prey.

The worm and the fly – concluding remarks

If our experience from recent field observations is applied to the present amber inclusions and all detailed evidence to be drawn from the amber piece is taken into consideration, everything fits together to suggest that the worm was in fact carried into the resin by the fly as its prey, after it had been torn when pulled out from the soil. As stated in the description of the amber piece, both must have been trapped at the same time or nearly so, and both came from the upper surface of the resin, i.e. the convex face.

How could an enchytraeid worm otherwise get into the resin from above? This can hardly have been by active locomotion. Unless it fell down onto the resin or was washed there by heavy rain, which is hard to imagine for an earth-living worm, it can only have been carried by another animal. The evidence points to the fly, a predator whose recent relatives prey on enchytraeids and carry them from one place to another. Female flies appear to be more active predators than males. The fossil fly is a female, and its size and mouthparts fit to the size of the prey.

If we accept this explanation, the present piece of amber with its inclusions provides evidence that Dolichopodidae preyed on Enchytraeidae already in the Upper Eocene. This was to be expected since oligochaete worms were present in the amber forest as proven by rare inclusions, and the mouthparts of Dolichopodidae in amber look like those of the recent species and were obviously appropriate for grasping prey.

For palaeohelminthology, this piece offers a plausible explanation how Enchytraeidae could get into amber, not by a rare chance but by a common biological process.

Acknowledgements

We wish to thank C.E. Dyte for revision of our English text and critical remarks. Final stages of field work (Summer 1998) in Upper Bavaria were conducted in a nature reserve under permit A98-000014 granted to H. U. by the Landratsamt Garmisch-Partenkirchen. We are grateful to our colleague E.-G. Burmeister (Zoologische Staatssammlung München) and the regional and local authorities for their kind cooperation.

Zusammenfassung

Ein Stück Baltischen Bernsteins, das ein Fragment einer Enchytraeide und eine Dolichopodide enthält, wird beschrieben. Zum ersten Mal wird eine detaillierte Beschreibung eines Oligochaeten aus Baltischem Bernstein geliefert, die Angaben über Anzahl, Form und Verteilung der Borsten enthält. Freilandbeobachtungen an rezenten Dolichopodiden als Prädatoren von Enchytraeiden werden geschildert. Alle verfügbaren Indizien am Bernstein sprechen dafür, daß das Wurmfragment als Beute der Fliege in das flüssige Harz geraten ist. Demnach bietet dieses Stück einen Fossilbeleg für die räuberische Ernährung der Dolichopodiden von Enchytraeiden und zeigt, auf welchem Wege Oligochaeten, die als seltene Inklusen im Baltischen Bernstein zu finden sind, in das Harz gelangen konnten.

References

Aldrich, J. M. (1911): A revision of the North American species of the dipterous genus *Hydrophorus*. – Psyche 18: 45–70, 72–73, Pl. 8.

Aldrich, J. M. (1922): A new genus of two-winged fly with mandible-like labella. – Proc. ent. Soc. Wash. 24: 145–148.

Bachofen-Echt, A. (1949): Der Bernstein und seine Einschlüsse. – 8 + 204 pp. – Springer, Wien. – Reprint 1996, with additions by J. Wunderlich: 11 + 230 pp., Wunderlich, Straubenhardt.

Cregan, M. B. (1941): Generic relationships of the Dolichopodidae (Diptera) based on a study of the mouth parts. – Illinois biol. Monogr. 18, No. 1: 68 pp.

Doane, R. W. (1907): Notes on the habits of *Scellus virago* Ald. – Ent. News 18: 136–138.

Dyte, C. E. (1988): Mate guarding and sex ratio in *Hydrophorus oceanus* (Macquart) (Diptera: Dolichopodidae). – Entomologist 107: 122–126.

Evenhuis, N. L. (1997): Litteratura taxonomica dipterorum (1758–1930). 2 volumes: Vol. I (A-K): ix + pp. 1–426; Vol. II(L-Z): iv + pp. 427–871. – Backhuys, Leiden.

Fischer[-de-Waldheim], G. (1819): Notice sur une mouche carnivore, nommée Medetère. – In: Programme d'invitation à la séance publique de la Société Impériale des Naturalistes, qui aura lieu le 15 décembre, 5–11, 1 pl.

Harmston, F. C. (1948): Dipterous predators of the mosquito in Utah and Wyoming. – Great Basin Nat. 9: 21–23.

Larsson, S. G. (1978): Baltic amber – a palaeobiological study. – Entomonograph Vol. 1: 192 pp., 12 pls. – Scandinavian Science Press, Klampenborg.

Lunau, K. (1993): Mating behaviour in the long-legged fly *Poecilobothrus nobilitatus* L. (Diptera, Dolichopodidae): courtship behaviour, male signalling and mating success. – Zool. Beitr., (n. F.), 34 (1991/92): 465–479.

Lundbeck, W. (1912): Diptera Danica. Genera and species of flies hitherto found in Denmark. Part IV. Dolichopodidae. – 4 + 416 pp. – Gad, Copenhagen, & Wesley, London.

Macquart, J. (1828 a): Insectes Diptères du nord de la France. Platypézines, Dolichopodes, Empides, Hybotides. – 159 pp., 4 pls. – Danel, Lille, "1827". – (Pp. 1–76, 158 partim and pl. 1 form the separate edition of Macquart 1828 b. Dated after Evenhuis 1997.)

Macquart, J. (1828 b): Insectes Diptères du nord de la France. Platypézines, Dolichopodes, Empides, Hybotides. – Rec. Trav. Soc. Sci. Agr. Arts Lille 1826/1827 (1827): 213–291, 1 pl. – (The Empides and Hybotides are not included. Dated after Evenhuis 1997.)

Menge, A. (1866): Über ein Rhipidopteron und einige andere im Bernstein eingeschlossene Tiere. – Schr. naturf. Ges. Danzig, (n. F.), 1 (3–4): 2–8.

Meuffels, H. J. G., & P. Grootaert (1997): Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea XVI. *Scotiomyia* gen. nov. a new Sympycnine genus from the rain forest with notes on the Papuan Sympycninae. – Studia dipt. 4: 247–255.

Meunier, F. (1907–1908 a): Monographie des Dolichopodidae de l'ambre de la Baltique. – Naturaliste (Paris) 29 (1907): 197–199, 209–211, 221–222, 233–235, 245–246, 260–262, 269–271, 281–282; 30 (1908): 7–9, 21–23, 29–30, 45–46, 57–59. – (Incomplete paper, the equivalents of pp. 74–86 of the separate edition missing.)

Meunier, F. (1908 b): Monographie des Dolichopodidae de l'ambre de la Baltique. – iii + 100 pp. – Publications du journal Le Naturaliste, Paris. – (Separate edition of Meunier 1907–1908a, with different pagination, with corrections and additions.)

Peterson, B.V. (1960): Notes on some natural enemies of Utah black flies (Diptera: Simuliidae). – Canad. Ent. 92: 266–274.

Pogonin, S.V. (1984): [Fauna and ecology of species of the family Dolichopodidae (Diptera) of “Stolby” natural reserve.] [In Russian.] – 73 pp. – Thesis, Voronezh State University. (Not seen in original.)

Robinson, H. (1964): A synopsis of the Dolichopodidae (Diptera) of the Southeastern United States and adjacent regions. – Misc. Publ. ent. Soc. Amer. 4: 103–192.

Roubaud, [E.] (1903): Sur des larves marines de Dolichopodes attribuées au genre *Aphrosylus* (Wlkr.). – Bull. Mus. Hist. nat. (Paris) 9: 338–340.

Satô, M. (1991): Comparative morphology of the mouthparts of the family Dolichopodidae (Diptera). – Insecta matsum., (n. Ser.) 45: 49–75.

Schlüter, T., & W. G. Kühne (1975): Die einseitige Trübung von Harzinklusen – ein Indiz gleicher Bildungsumstände. – Ent. germ. 1: 308–315.

Selivanova, O.V., & O.P. Negrobov (1997): [The Dolichopodidae (Diptera) fauna of Baltic amber.] [In Russian.] – In: Alumov, A. F., & E. P. Nartshuk (eds): [Insecta (Diptera) in ecosystems], Papers from the 6th All-Russian Symposium of Dipterology dedicated to A. A. Stackelberg, 115–116. – Russian Academy of Sciences, Zoological Institute, St. Petersburg.

Snodgrass, R. E. (1922): Mandible substitutes in the Dolichopodidae. – Proc. ent. Soc. Wash. 24: 148–152.

Stuckenberg, B.R. (1999): Antennal evolution in the Brachycera (Diptera), with a reassessment of terminology relating to the flagellum. – Studia dipt. 6: 33–48.

Ulrich, H. (1981): Zur systematischen Gliederung der Dolichopodiden (Diptera). – Bonn. zool. Beitr. 31 (1980): 385–402.

Ulrich, H., & R. M. Schmelz (1998): Enchytraeidae (Oligochaeta) as prey of Dolichopodidae, recent and in Baltic amber. – Abstr. 4th int. Congr. Dipt. (Oxford, 1998): 231.

Wahlberg, P. F. (1845): Några jakttagelser vid Dolichopodernes lefnadssätt, samt närmare utredning af *Rhaphium flavipalpe* Zett. – Naturhist. Tidsskr., (Ser. 2), 1: 41–46.
Weitschat, W., & W. Wichard (1998): Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. – 256 pp. – Pfeil, München.
Williams, F. X. (1939): Biological studies in Hawaiian water-loving insects, Part III: Diptera or flies, B: Asteiidae, Syrphidae and Dolichopodidae. – Proc. hawaii. ent. Soc. 10: 281–315.
Woodley, N. E. (1996): A review of the genus *Chrysotus* (Diptera: Dolichopodidae) from Bermuda. – Proc. ent. Soc. Wash. 98: 199–207.
Wunderlich, J. (1996): Anhang. – In: Bachofen-Echt, A.: Der Bernstein und seine Einschlüsse, Reprint, 205–230. – Wunderlich, Straubenhardt.

Dr. Hans Ulrich, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. – Rüdiger M. Schmelz, Universität Osnabrück, FB 5, Spezielle Zoologie, D-49069 Osnabrück.

Bonn. zool. Beitr. | Bd. 50 | H. 1–2 | S. 103–104 | Bonn, Dezember 2001

Buchbesprechungen

Frewein, J., H. Gasse, R. Leiser, H. Roos, H. Thomé, B. Vollmerhaus & H. Waibl, Hrsg. (1999): *Lehrbuch der Anatomie der Haustiere,* Band II: Eingeweide, 8., vollständig neubearbeitete Auflage. 482 S., 573 Abb., davon 95 mehrfarbig. Parey Buchverlag, Berlin.

Die 8. Auflage dieses seit 40 Jahren als Standardwerk bekannten Buches wird von einem nunmehr 7köpfigen Autorenteam herausgegeben, von dem nur Bernd Vollmerhaus bereits an der letzten Auflage beteiligt war. Auch in der vollständigen Neubearbeitung entspricht das Buch im Umfang den vorhergehenden Auflagen. Die größere Schrift und der jetzt zweispaltige Drucksatz sind auf jeden Fall eine Verbesserung, durch den geringen Zeilenabstand bei längerem Lesen aber immer noch etwas anstrengend.

Wie bei einem bewährten Lehrbuch nicht anders zu erwarten sind keine größeren inhaltlichen Änderungen vorgenommen worden. Auch die Abbildungen entsprechen weitgehend früheren Auflagen und sind lediglich an einigen Stellen ergänzt worden. Zum deutlich besseren Verständnis komplexer Organe oder Lagebeziehungen trägt die neurdings farbige Darstellung zahlreicher Übersichten bei.

Die Kapitel sind wie gewohnt in eine allgemeine und vergleichende Betrachtung und speziellere Abhandlungen über die einzelnen Arten unterteilt. Obwohl dies prinzipiell sicher sinnvoll ist, würde man sich im allgemeinen und vergleichenden Teil eher schematische Übersichten wünschen, während das speziellere Bildmaterial besser bei der Besprechung der jeweiligen Art untergebracht wäre. So finden sich z. B. die Muskeln des Kehlkopfes aller Arten nebeneinander im vergleichenden Teil, die dazugehörigen Bänder jeweils im speziellen Teil. Diese Verteilung der Abbildungen führt dazu, daß sowohl bei der vergleichenden Arbeit als auch bei der Untersuchung einer bestimmten Art viel gesucht und geblättert werden muß.

Ebenfalls unverändert ist die Auswahl der besprochenen (großen) Haustierarten mit Hund, Katze, Schwein, Rind, Schaf, Ziege und Pferd. Hier wäre die Aufnahme zumindest eines Nagetiers oder Kaninchens sowohl für Veterinäre als auch für den vergleichende Anatomen sicher wünschenswert gewesen.

Insgesamt ist die 8. Auflage des bewährten Klassikers bei prinzipieller Beibehaltung des Konzeptes in zahlreichen Details verbessert worden, Besitzern einer älteren Auflage werden aber vorerst keine wesentlichen Neuerungen entgehen. Anja C. Schunke

Jamieson, B. G. M., Dallai, R. & Afzelius, B. A. (1999): *Insects: their spermatozoa and phylogeny.* 555 pp. Science Publishers Inc., Enfield, USA. (ISBN: 1-57808-040-1)

The authors, each an acknowledged specialist in the field of spermatology, review the vast literature on the ultrastructure of the mature spermatozoon, representing an updating of a previous work by Jamieson (1987), "The Ultrastructure and phylogeny of insect spermatozoa"(Cambridge University Press).

The book, which is subdivided into 20 chapters, begins with a short introduction into spermatogenesis (chapter 1), and also briefly deals with the various modes of sperm transfer, sperm storage and fertilization, with an interesting account on sperm polymorphism occurring in several unrelated taxa (chapter 2). The next chapter "Phylogeny of the hexapod orders" refers in great detail to recent papers on insect systematics, based on morphological as well as molecular data. Although in the framework of the book the inclusion of a consensus cladogram summarizing current assumptions on insect relationships would be expected, the value of a detailed account of original papers on systematics seems rather questionable. In addition, the distinction of the authors between hexapods and insects, terms that are usually regarded as synonyms, is quite strange, misleading and not even congruent with the title of the book.

Chapters 4-19, dealing with the sperm ultrastructure of the various insect taxa form the descriptive core of the book providing a comprehensive and state-of-the-art account on current sperm knowledge. The high-quality illustrations have been selected with care and the accompanying text holds condensed information in clear form. However, the introductory definitions of taxa as well as several over-sized line drawings of representative adult insects should have been omitted in favour of additional sperm illustrations. In the last chapter "Taxonomic summary and phylogenetic analysis" the putative sperm morphology in the ground pattern of the Insecta is discussed, and important autapomorphies for many insect taxa of different hierarchic levels are given. Unfortunately, the authors use the phrases "ground plan for the hexapod spermatozoon" and "phylogeny of hexapod spermatozoa". However, both terms, "ground plan" and "phylogeny" should preferably be restricted to taxa and not applied to a particular cell type.

In essence, the book is strongly recommended to morphologists having an interest in the details of sperm ultrastructure, and possibly also for systematists looking for apomorphies defining particular insect taxa. Harald Fänger

Grüter, Werner (2001): *Leben im Meer – Wie es ist – wie es wurde – wie es werden kann – Zauber der Vielfalt und ihrer Zusammenhänge.* 288 S., 333 farbige und 1 s/w Abbildungen; Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München; ISBN 3-931516-4.

Der Neurologe und Psychiater Prof. Dr. Werner Grüter ist neben seiner eigentlichen Tätigkeit seit Jahrzehnten begeisterter Meeresbiologe, Taucher und Unterwasser-Fotograf. Sein weiteres Interesse gilt der verständlichen Verbreitung von wissenschaftlichen Ergebnissen in der breiten Öffentlichkeit; ein Anliegen, das 1994 zur Gründung der Inge und Werner Grüter-Stiftung für Wissenschaftspublizistik geführt hat, die vor allem Arbeiten im Bereich der Evolutionsbiologie auszeichnet. Beide Bereiche – die Begeisterung für die Meeresbiologie und didaktisches Geschick – hat der Autor in seinem Buch „Leben im Meer" zusammengeführt.

Der Band ist sehr reichhaltig mit hervorragenden Farbaufnahmen bebildert. Dabei ist hervorzuheben, dass die Fotografien bis auf sehr wenige Ausnahmen vom Verfasser stammen und dadurch manche neue Ansichten und Einblicke ermöglichen. Anders als in zahlreichen Bildbänden über den Lebensraum Meer, die neben üppigen Fotos oft nur schmale Begleittexte liefern, halten sich Abbildungen und Text im vorliegenden Buch die Waage. Dadurch wird der Leser nicht nur bildlich sondern auch erzählerisch mit einem sehr breiten Spektrum von meeresbiologischen Phänomenen vertraut gemacht.

Die Themen decken die Bereiche der Physiologie und Morphologie mariner Organismen, ihre Ökologie und Evolution, ihr Verhalten sowie die Systematik ausgewählter Teilgruppen von Meersorganismen ab. Dabei werden die Inhalte in einzelnen Themenblöcken behandelt, die nur relativ selten generelle Informationen liefern, sondern den Leser mit einer Fülle von Einzelbeobachtungen über das Leben im Meer unterhalten. Die Sprache ist sehr lebendig und verzichtet bewusst auf wissenschaftliche Fachbegriffe. Häufig bindet der Autor Erlebnisse aus eigenen Tauchgängen in seine Schilderungen ein und lässt den Leser dadurch ganz unmittelbar an vielerlei Entdeckungen teilhaben. Leider wurde vollständig auf die Angabe von weiterführender Literatur und Originalliteratur verzichtet. Vor allem jene Leser, deren Neugier durch das Studium des Buches erst geweckt wird, werden diese konzeptionelle Schwäche als Mangel empfinden.

Werner Grüter hat ein sehr leidenschaftliches Buch über das Leben im Meer geschrieben, das zur Naturbeobachtung (nicht nur unter Wasser) anregt, aber auch dazu mahnt, die Schönheit und Vielfalt der Lebensformen zu achten und zu bewahren. Wer sich für die Meersbiologie oder die Natur im Allgemeinen interessiert, wird hier auf sehr unterhaltsame und anschauliche Weise in die Tiefen der Ozeane entführt.

Jes Rust (Institut für Paläontologie der Universität Bonn)

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. – *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. – Manuskripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. – Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D 53113 Bonn, Germany.

Review. – Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. – Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use “&” instead of “and” when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirement of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s’) address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). – Ent. monthly Mag. 95: 139–143.

Dyte, C. E. (1975): Family Dolichopodidae. – In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212–258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. – Bonn. zool. Beitr. 34: 273–277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. – Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. – Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 50, Hefte 1–2, 2001

INHALT

Redescription and species limits of *Microtus irani* Thomas, 1921, and description of a new social vole from Turkey (Mammalia, Rodentia)
B. Kryštufek & H. Kefelioğlu 1

Taxonomy of the *Myotis frater* species group (Vespertilionidae, Chiroptera)
K. Tsytsulina & P. P. Strelkov 15

A note on the coexistence of three species of Pacific monitor lizards in Australia (Sauria, Varanidae, *Varanus indicus* group)
T. Ziegler, W. Böhme, B. Eidenmüller & K. M. Philipp 27

An overlooked but invalid senior synonym of *Chamaeleo monachus* Gray, 1865 (Squamata: Chamaeleonidae)
W. Böhme & I. Das 31

New bioacoustic records of *Rana bedriagae* Camerano, 1882 (Anura: Ranidae) from Turkey
H. Schneider & U. Sinsch 35

Revision of Afrotropical *Monolepta* Chevrolat, 1837 (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae) Part II: Species with red elytra, pronotum and head, with descriptions of new species
T. Wagner 49

***Spinohirasea crassithorax* n. gen. n. sp., eine neue Stabschrecke aus Vietnam (Phasmatodea: Phasmatidae: Lonchodinae: Menexenini**
O. Zompro 67

Un nouvel Ennominae oriental: *Psilalcis stueningi* n. sp. (Lepidoptera: Geomitridae, Ennominae)
G. E. R. J. Orhant 73

Records and notes on some aculeate Hymenoptera (Apidae, Vespidae, Pompilidae) of Mali, West Africa
H. Rathjen 79

Enchytraeidae as prey of Dolichopodidae, recent and in Baltic amber (Oligochaeta; Diptera)
H. Ulrich & R. M. Schmelz 89

Buchbesprechungen 103

This journal is printed on acid-free paper.

QL
1
B722
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
APR 04 2003
LIBRARIES

Animals in History: Archaeozoological Papers in Honour of Günter Nobis (1921–2002)

Edited by R. Hutterer

Band 50, Heft 3, 2002
ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Dr. Gustav Peters, Dr. Dieter Stüning, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 11,50 € je Heft bzw. 46,– € je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Umschlagbild: Römische Terra Sigillata-Scherbe mit springendem Hund aus Rheinzabern.
Foto: S. Zils

Druck: JF.CARTHAUS, Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 105	Bonn, Dezember 2002

Animals in History: Archaeozoological Papers in Honour of Günter Nobis (1921–2002)

Edited by R. Hutterer

CONTENTS

Editorial
R. Hutterer 107

Auf der Fährte spätglazialer Pferde bei Mertloch (Neuwieder Becken, Mittelrhein, Deutschland)
M. Baales 109

Pferdereste aus einer spätlatènezeitlichen Opfergrube bei Inden, NW-Deutschland
H. Berke 135

Horse, reindeer and bison hunters at Solutré: an archaeozoological analysis of a Magdalenian bone assemblage
E. Turner 143

On the incised cattle scapulae from the East Mediterranean and Near East
D. Reese 183

Archaeozoological evidence for the former presence of spotted-necked otter (*Lutra maculicollis*) in Egypt
W. Van Neer 199

Archäozoologisch-kulturhistorische Auswertung frühgeschichtlicher Krokodilknochen aus Al-Ma'abda (Mittelägypten)
J. Peters & A. von den Driesch 211

Der Vogel gromphena bei Plinius: ein ausgestorbener Kranich auf Sardinien
R. Kinzelbach 221

Animal exploitation in medieval Siraf, Iran, based on the faunal remains from the excavations at the Great Mosque (seasons 1966–1973)
A. von den Driesch & A. Dockner 227

Recent and ancient records of shrews from Syria, with notes on *Crocidura katinka* Bate, 1937 (Mammalia: Soricidae)
R. Hutterer & D. Kock 249

A comparison of animal bones from wrecks of two ships (17th and 18th century) stranded on the North Sea coast of Schleswig-Holstein
D. Heinrich 259

Ein Wiedersehen mit dem Hund von Bonn-Oberkassel
M. Street 269

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 107–108	Bonn, Dezember 2002

Editorial

Life is unpredictable. This issue was planned to honour Prof. Dr. Günter Nobis on the occasion of his 80th birthday on June 1, 2001, but shortly before completion of the festschrift, Nobis passed away on 8 March 2002, suddenly and unexpectedly to most of us. We lost a colleague widely acknowledged in the community of archaeozoologists (Becker & Benecke 2001). He had also been elected Honorary Member of the International Council of Archaeozoology and Corresponding Member of the German Archaeological Institute (DAI).

The present issue is an expression of the appreciation of his former colleagues. It contains eleven papers presented in his honour by thirteen specialists and covers a wide field of archaeozoological research. I thank all these colleagues who submitted interesting papers and patiently waited for them to be edited and published.

Günter Nobis was born on 1 June 1921 in Güsten/Anhalt, Kr. Bernburg (Germany). After highschool he studied natural history at the Martin-Luther-University in Halle/Saale, but was soon drafted into military service. After the end of second world war he continued his studies in Kiel at the "Christian-Albrechts-Universität". He attained a Ph.D. there in 1948 and became assistant at the "Institut für Haustierkunde der Universität Kiel" under professor Wolf Herre, one of the founders of the German school of animal domestication research. During his teaching contract at Kiel University, he attained a qualification as a school teacher in 1954, a profession he held in Kiel, Duisburg, and Frechen until 1976. In 1972 he was appointed extra-curricular professor by the University of Cologne. In 1979, after a two years' intermezzo as a curator and interim director, he became director of the Zoological Research Institute and Museum Koenig in Bonn, the position he held until retirement in 1986.

The research interests of Günter Nobis were centered around the problem of animal domestication and evolution. He was particularly interested in the evolution of horses, an issue to which one of his major works is dedicated, "Vom Wildpferd zum Hauspferd" (Nobis 1971). A constant work throughout his career was the analysis of faunal remains in the context of archaeological surveys. He personally visited many excavations and studied bone material in situ. Outside Germany, he studied faunas mainly in Mediterranean contries such as Bulgaria, Greece, Jordan, and Tunisia. His interest in the classical Mediterranean culture was also emphasized by the fact that he founded a private research institute for archaeozoology in Pylos, Greece, in 1992. There he celebrated also his 80th birthday in 2001, together with his family and Greek friends.

Nobis published more than 100 scientific and popular papers. His research focussed on the evolution of horses, including Pleistocene horses from Mexico (Nobis 1973), on the domestication of the dog (Nobis 1981), and on the zoological interpretation of archaeological bone material from various continents. Bulgaria was one of the major places he concentrated on, together with Lazar Ninov and Henrieta Todorova (Nobis 2002).

Günter Nobis was sometimes not an easy character to deal with, and particularly his time as a director was not always accompanied by harmony. However, he could be very kind and generous, and after his retirement he served the museum as head of the newly founded society "Friends and Sponsors of the Museum Koenig" for almost 25 years. This volunteer service included the edition of a popular journal, "Tier und Museum", as well as fund raising for the benefit of the institute.

Günter Nobis left his wife Dr. Asta Nobis and two daughters behind him. He knew about the festschrift and was informed about its contents, and I think he looked forward to it.

References

Becker, C. & N. Benecke (2001): Archaeozoology in Germany. Its course of development. – Archaeofauna 10: 163–182.

Nobis, G. (1971): Vom Wildpferd zum Hauspferd. – Studien zur Phylogenie pleistozäner Equiden Eurasiens und das Domestikationsproblem unserer Hauspferde. – Fundamenta B 6. Böhlau, Köln & Wien.

Nobis, G. (1973): Die Equidenreste aus dem Pleistozän des Valsequillo (Mexico). – In: Lauer, W., Das Mexiko-Projekt der Deutschen Forschungsgemeinschaft 4: 96–108, 2 pls. F. Steiner, Wiesbaden.

Nobis, G. (1981): Aus Bonn: Das älteste Haustier des Menschen. Unterkiefer eines Hundes aus dem Magdaléniengrab von Bonn-Oberkassel. – Das Rheinische Landesmuseum Bonn 81/4: 49–50.

Nobis, G. (2002): Die Tierwelt Nordost-Bulgariens vom Neolithikum bis zur Kupferzeit anhand archäologischer Grabungen in Durankulak (Bez. Tolbuchin), Podgorica und vom Tell Targoviste. – Bonn. zool. Monogr. 51: 1–128.

Rainer Hutterer

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 109–133	Bonn, Dezember 2002

Auf der Fährte spätglazialer Pferde bei Mertloch (Neuwieder Becken, Mittelrhein, Deutschland)

Michael Baales

Abstract. Pleistocene animal tracks are rarely known, but from 1993 to 1999 it was possible to find well-preserved tracks of several Final Pleistocene animal species in the Central Rhineland Neuwied Basin near Mertloch. The tracks were preserved in an ash horizon interstratified with further deposits of the Laacher See volcano dated to 10.966 cal BC, which covered the whole landscape of the Neuwied Basin during the second half of the Allerød interstadial. The tracks at Mertloch can be attributed to several boreal animal species, mainly capercailie (*Tetrao urogallus*), brown bear (*Ursus arctos*), a red deer hind (*Cervus elaphus*) with a calf, and several horses (*Equus ferus*) including foals. These species lived in the forested Allerød environment following the Late Pleistocene steppic biotopes. This paper focusses on the horse tracks. The sizes of the foal imprints indicate a late spring / early sumer season for the eruption of the Laacher See volcano.

Key words. Central Rhineland, Neuwied Basin, Final Pleistocene, Laacher See volcano, animal tracks, horses.

Einleitung

Die Überlieferung spätglazialer Tierfährten oder Spurenfossilien auf einem Aschenhorizont der allerødzeitlichen Laacher See-Tephra (LST) bei Mertloch (Kr. Mayen-Koblenz) ist ein außergewöhnlicher Glücksfall archäologisch-paläontologischer Forschungen an Mittelrhein und Mosel (nördliches Rheinland-Pfalz). Erstmals 1993 bei archäologischen Untersuchungen erkannt (von Berg 1994, 1995, 1996), konnten zwischen 1996 und 1999 immer wieder größere Flächen im Vorfeld der industriellen Bimsausbeute auf die Erhaltung von Tierfährten hin untersucht werden (Baales & von Berg 1997, 1999).

Während des Ausbruchs des Laacher See-Vulkans (Schmincke et al. 1999) gegen Ende des Allerøds um 10.966 cal BC (Jöris & Weninger 2000) regneten im Bereich von Plaidt-Mertloch, etwa 15 km südlich des Eruptionszentrums, dem heutigen Laacher See, im sog. Maifeld gelegen (Abb. 1), zunächst etwa 20 cm Bims nieder (Abb. 2). Während der folgenden mittleren Ausbruchsphase des Vulkans lagerte sich hierüber eine wenige Zentimeter mächtige Aschenschicht ab, die ihrerseits durch graue, sog. Bimssande der nachfolgenden Eruptionsphase überdeckt wurde. Die im Mittel nur 2–5 cm dicke, heute verfestigte Aschenschicht war einst eine kurzzeitige, durch syneruptive Regenfälle – wie zahllose Regentropfeneindrücke belegen – aufgeweichte Geländeoberfläche, auf der sich die Tierfährten bilden konnten.

Auf mehreren Tausend Quadratmetern konnten bis 1999 die Fährten verschiedener Tierarten unterschieden werden (Abb. 3): es dominierten die Fährten von Auerwild (*Tetrao urogallus*), wobei vor allem weibliche Tiere und nur die kurze Fährte eines männlichen Tieres freigelegt wurden. Daneben fanden sich die etwa 23 und 65 m langen Fährten von Braunbären (*Ursus arctos*) sowie die auf nur kurzer Strecke zu verfolgenden Trittsiegel (wohl) einer Rotwildkuh mit Kalb (*Cervus elaphus*). Unter den Großsäugern waren jedoch die Fährten von Pferden die häufigsten. Diese sollen im Folgenden näher dargestellt werden, da sich der Jubilar in der Vergangenheit gerade mit der pleistozänen Geschichte der Gattung *Equus* besonders auseinandergesetzt hat (z.B. Nobis 1971, 1973, 1992).

Das Pferd (*Equus ferus*) war während des Allerøds am Mittelrhein noch ein gängiges Element der Fauna. Dessen Knochen und Zähne wurden zusammen mit Resten einer typischen Waldfauna auf fast allen Siedlungsplätzen der spätpaläolithischen Federmesser-Gruppen unter LST im Neuwieder Becken gefunden (Street & Baales 1997, 1999). Auch auf dem bisher einzigen spätpaläolithischen Siedlungsplatz über der LST, Bad Breisig (Kr. Ahrweiler), der in das jüngste Allerød gehört, sind Pferdereste vorhanden (Waldmann et al. 2001). Zuvor, während des ausgehenden Pleniglazials der Würm- oder Weichselkaltzeit, waren Pferde die Hauptjagdbeute der Jäger

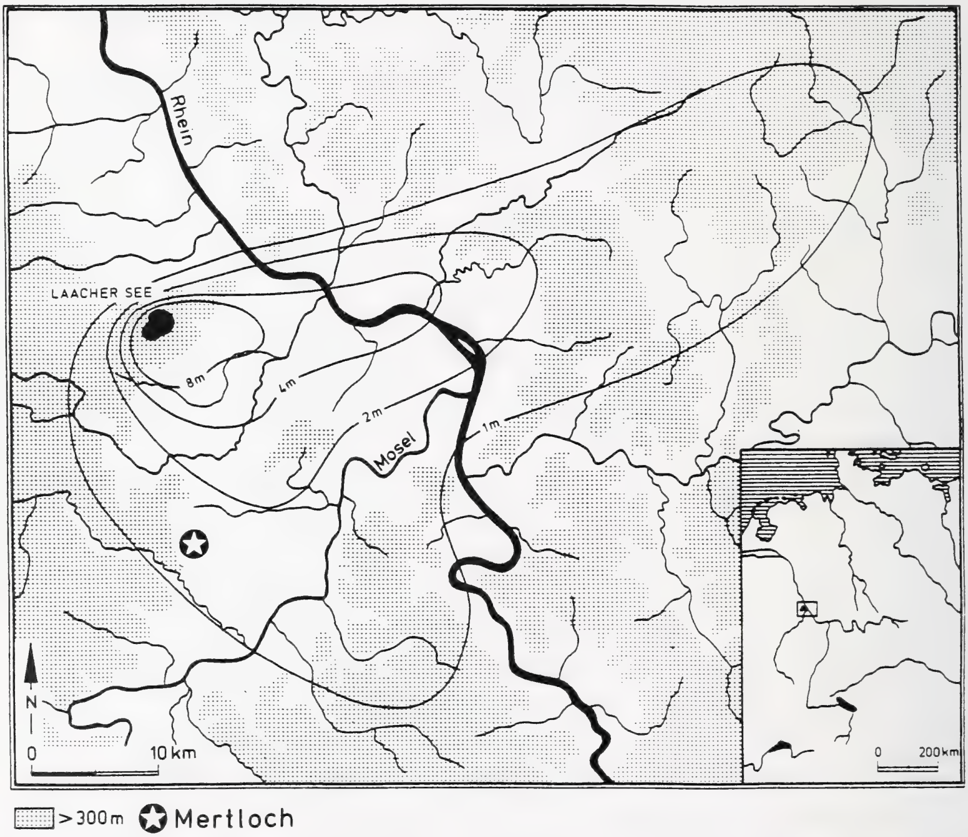


Abb. 1: Mertloch. Lage des Fundplatzes im Maifeld (südwestliches Neuwieder Becken) im Vergleich zur Mächtigkeit der Laacher See-Vulkanablagerungen (vgl. Schmincke et al. 1999).

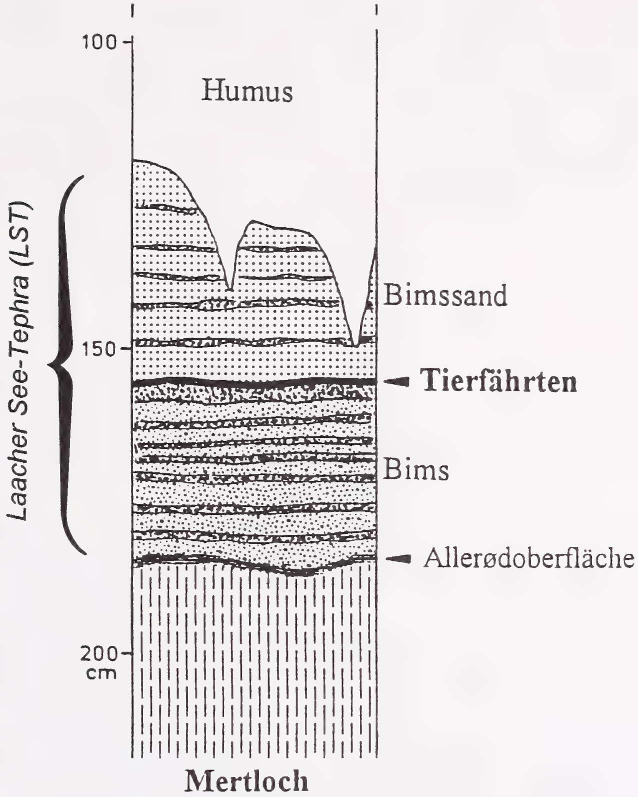


Abb. 2: Mertloch. Geologisches Profil an der Fundstelle (Frühjahr 1996)

des Magdalénien (ca. 13.500 cal BC), wie die Fundplätze Gönnersdorf und Andernach-Martinsberg belegen (Poplin 1976; Street 1993, 1997). Die Pferde repräsentieren demnach im Allerød ein reliktisches Element der vorangegangenen Lößsteppen und können vielleicht für eine noch recht aufgelockerte allerødzeitliche Bewaldung auf den Randhöhen des Mittelrheins in Anspruch genommen werden.

Die Pferdefährten von Mertloch

Völlig überraschend wurden im August 1996 während archäologischer Freilegungsarbeiten im Bereich eines linearbandkeramischen Siedlungsplatzes bei Mertloch Trittsiegel von Großsäugern entdeckt, die in dieser Form zuvor noch nicht angetroffen worden waren. Es handelte sich um auf längerer Strecke zu verfolgende, in recht regelmäßigen Abständen angeordnete, meist schüsselförmige Depressionen in der Aschenschicht, die zunächst kaum genauer angesprochen werden konnten. Wenige dieser Trittsiegel, die nicht so tief eingedrückt waren, ließen sich aufgrund ihrer deutlichen Umrißform jedoch dann Pferden zuweisen (Abb. 4 & 5).

Da im Gegensatz zu dem Sohlengänger Braunbär die festen Hufe im Vergleich zum Körpergwicht eine nur relativ kleine Auflagefläche besitzen, verformte sich der

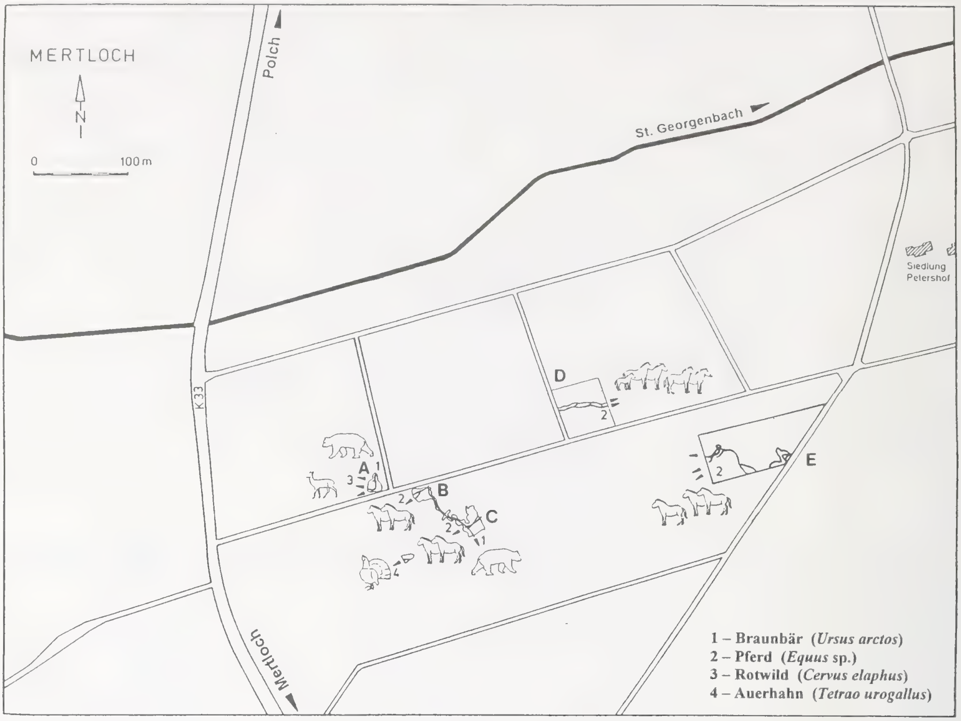

MERTLOCH
N
0
100 m
Polch
St. Georgenbach
Siedlung Petershof
K33
Mertloch
A
B
C
D
E
1 – Braunbär (*Ursus arctos*)
2 – Pferd (*Equus* sp.)
3 – Rotwild (*Cervus elaphus*)
4 – Auerhahn (*Tetrao urogallus*)

Abb. 3: Mertloch. Lage der zwischen 1996 und 1999 untersuchten Flächen mit spätallerødzeitlichen Großsäuger- und Auerhahnfährten. – A Fläche Frühjahr 1996. – B „Fläche am Feldweg“. - C „Südliche Fläche“ (beide Sommer/Herbst 1996). – D Fläche 1997. – E Fläche 1999.

aufgeweichte Untergrund unter dem Gewicht der Pferde recht stark. Zudem trat die Hinterhand zumeist genau in das Trittsiegel der Vorderhand. Der plastische Untergrund konnte dieser Beanspruchung zumeist nicht widerstehen, so daß große schüsselförmige Vertiefungen entstanden. In diesen Fällen war der Druck dann auch derart groß gewesen, daß sich – selbst wenn die Aschenschicht an der Basis der Depression noch intakt war – auch auf der Oberfläche des unterlagernden Bimses deutlich eine seichte Vertiefung abzeichnete, wie wir beim Bergen von solchen Trittsiegeln feststellen konnten: Das Aschenmaterial wurde in die unterliegende Bims-oberkante hineingedrückt, wodurch die Depression tiefer wurde als die Insgesamtmächtigkeit der Aschenschicht selbst, die nur wenige Zentimeter betrug.

Zunächst waren nur selten vollständige Einzelabdrücke von Hufen zu erkennen; diese belegen dann wohl, daß an diesen Stellen entweder der Untergrund bereits etwas angetrocknet war, als die Tiere hier entlangliefen, oder die Hinterhand das Trittsiegel der Vorderhand verfehlte. Vor allem 1997 und 1999 sind dann jedoch zahlreiche, geradezu randscharfe Hufabdrücke freigelegt worden, die an der Ansprache „Pferd“ keinen Zweifel ließen.

Im Mertloch sind 1996 auf zwei wenig auseinanderliegenden Flächen jeweils zwei Pferdefährten erkannt worden, so daß insgesamt vier Tiere dokumentiert wurden.

Pferdefährten auf der „Fläche am Feldweg“

Insgesamt sind auf der „Fläche am Feldweg“ auf 19 m Länge 36 sichere Trittsiegel, die Pferden zugewiesen werden konnten, erhalten geblieben (Abb. 6). Einzelne ausgedehnte, aber untergliederbare Depressionen, die deutlich erkennbar auf zwei einzelne Tritte zurückgingen, wurden als zwei Trittsiegel gezählt. Rundliche schüsselförmige Depressionen, die ebenfalls auf zwei Tritte zurückzuführen waren, aber keine Untergliederung erkennen ließen, wurden dagegen jeweils nur als ein Trittsiegel gezählt.

Zwei Trittsiegel waren eindeutig als solche vom Pferd zu bestimmen. Da an diesen Stellen nur ein Huf hingetreten war, waren in der Oberfläche des Aschenhorizontes auch keine tiefen Depressionen entstanden (Abb. 4 & 5). Die Trittsiegel zeigten in Laufrichtung einen typisch sichelförmigen, geschlossenen Hufabdruck und waren in der Position des Strahls offen. Hieraus ließ sich für die beiden Fährten auch leicht die Laufrichtung der Pferde ermitteln. Insgesamt hatten diese Trittsiegel eine runde bis leicht ovale Form. Ihre Maße sind: Länge (in Laufrichtung): 14 cm/14,5 cm, Breite (senkrecht dazu): 14 cm/14,0 cm, Tiefe (maximal): 2 cm/2,1 cm.

Die Maße der übrigen schüsselförmigen Trittsiegel variierten stark, je nachdem ob der nachfolgende Huf exakt oder leicht bzw. deutlich versetzt in das vorherige Trittsiegel hineingetreten war; und sicherlich auch dadurch, ob der Untergrund bereits stärker angetrocknet war oder nicht. Die kleineren Trittsiegel im Nordosten, dem Beginn der Fährte, konnten zumeist einzelnen Hufen zugerechnet werden und hatten Maße von 16–20 cm Länge und 18–19 cm Breite bei einer Tiefe von 3–5 cm. Große Trittsiegel (Abb. 4, links) wurden bis 30 cm lang (maximale Ausdehnung) und um 20 cm breit bei Tiefen bis 8 cm. Diese großen Trittsiegel kamen vor allem bei den deutlich separierten Fährten im Südwesten der Fläche vor, wo der Untergrund offenbar zum Zeitpunkt der Begehung noch recht weich gewesen war.

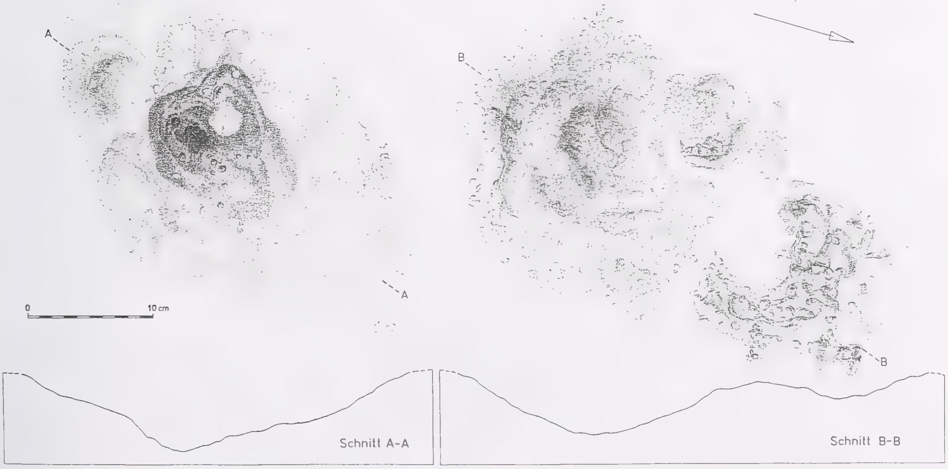


Abb. 4: Mertloch. Ausschnitt der Pferdefährten Abb. 6. Rechts ist ein deutlicher Hufabdruck von *Equus ferus* erkennbar, links eine „schüsselförmige Depression“, die Vorder- und Hinterhand bildeten.

Die auf der „Fläche am Feldweg“ dokumentierten Fährten führten von Nordost nach Südwest und stammten von zwei Pferden, die zunächst weitgehend hintereinander gelaufen sind, um sich dann nach etwa sieben Metern zu trennen. Ab hier liefen die Fährten beider Tiere etwas auseinander. Zu Beginn ließen sich die beiden Fährten nicht immer eindeutig trennen, doch wurde nach kurzer Zeit deutlich, welche Trittsiegel zu welcher Fährte gehörten. Die Fährten verliefen recht gleichmäßig. Die einzelnen Trittsiegel der Tiere wichen zumeist nur unwesentlich von einer künstlichen Mittellinie ab, der Schrank (gemessen von Außenrand zu Außenrand der einzelnen Trittsiegel einer Fährte) war also sehr gering. Einzig die nördlichere Fährte zeigte in ihrer Mitte einige deutlichere „Ausschläge“, so daß hier der Schrank gleich anwuchs.

Die Abstände der einzelnen Trittsiegel lagen zunächst generell bei etwa 80 cm, was Schrittlängen von etwa 1,6 m entsprach. Bei der südlicheren Fährte wurden etwa ab ihrer Mitte die Abstände größer und lagen dann recht einheitlich um 1 m (bzw. 2 m Schrittlänge). Der Schrank war hier nur gering ausgeprägt (25–30 cm). Für die nördlichere Fährte blieben die Abstände auf einer etwas größeren Länge zunächst geringer, dafür der Schrank im Gegenzug breiter (um ca. 35 cm). Die letzten Trittsiegel paßten sich dann jedoch dem Muster der Nachbarfährte an. Allerdings war zwischen dem vor- und drittletzten Trittsiegel der Abstand mit rd. 1,5 m überraschend groß. Zwar lag hier noch eine relativ kleine Depression dazwischen, doch dürfte es sich hierbei um eine natürliche Störung und kein Trittsiegel gehandelt haben, da dieses dann nach seiner Lage (nach rechts außen versetzt) dem gleichmäßigen Verlauf der Fährte nicht entsprochen hätte.

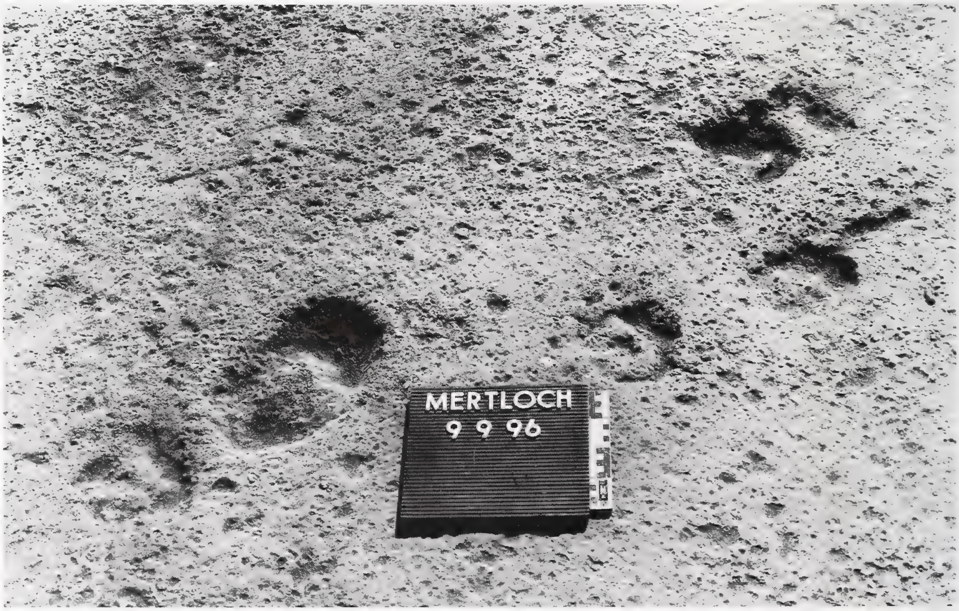


Abb. 5: Mertloch. Ausschnitt der Pferdefährten Abb. 6 mit deutlichen Hufabdrücken von *Equus ferus*.

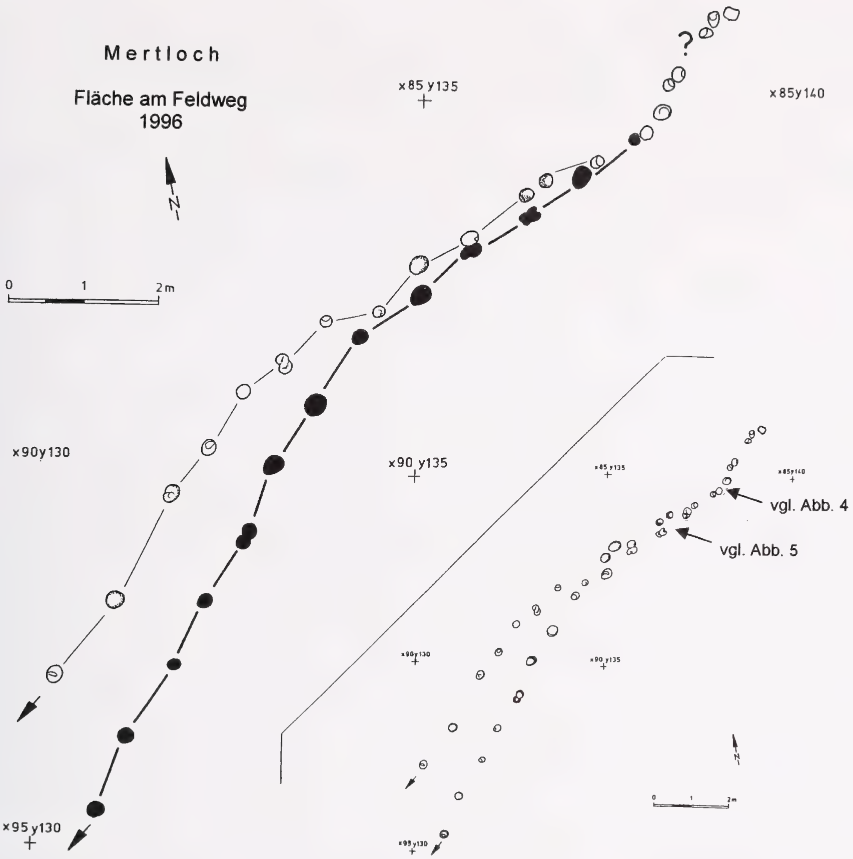

Mertloch
Fläche am Feldweg
1996
N
0 1 2m
x85 y135
x85y140
?
x90y130
x90 y135
x95 y130
x85y135
x85y140
vgl. Abb. 4
vgl. Abb. 5
x90y130
x90y135
N
0 1 2m
x95y130

Abb. 6: Mertloch. Fährten zweier Pferde (*Equus ferus*) auf der „Fläche am Feldweg“ (Sommer/Herbst 1996).

Pferdefährten auf der „Südlichen Fläche“

Die 1996 zuerst auf der „Südlichen Fläche“ entdeckte Trittsiegelreihung von Pferden stammte ebenfalls von zwei Tieren, die sich gleichfalls von Nordost nach Südwest bewegten (Abb. 7). Beide Fährten verliefen über die gesamten dokumentierten 21 m weitgehend parallel und lagen zumeist nur wenig auseinander bzw. überkreuzten sich mehrmals, so daß die einzelnen Trittsiegel (insgesamt wurden 53 unterschieden) mitunter nur schwer der einen oder anderen Fährte zuzuordnen waren.

Das 13. Trittsiegel (von Nordosten her betrachtet) war am deutlichsten ausgeprägt: Hier blieb ähnlich wie auf der „Fläche am Feldweg“ ein Einzelabdruck erhalten, der nach vorne hin die geschlossene halbrunde Form eines Hufes zeigte. Der hintere Teil des Abdrucks war dann aber nicht so deutlich wie bei den oben besprochenen, doch ließ sich die Form des Hufes insgesamt gut ausmachen, woraus sich auch die Laufrichtung der Tiere ergab. Die Maße des Trittsiegels waren: Länge (in Laufrichtung): 18,0 cm, Breite (senkrecht dazu): 16,0 cm, Tiefe (maximal): 2,5 cm.

Die etwas größeren Maße des Abdrucks hier dürften im Vergleich zu den entsprechenden Trittsiegeln der „Fläche am Feldweg“ auf einen etwas weicheren Untergrund zurückzuführen sein. Vor diesem Trittsiegel lag ein weiterer Einzelabdruck, der etwas anders ausgeprägt war als die übrigen, denn die rechte Kante des Abdruckes war viel tiefer eingedrückt als die linke. Es hatte den Anschein, als ob das Pferd den Huf hier stark verkantet hatte, wodurch dieser schräge Abdruck entstanden war. Die übrigen schüsselförmigen Trittsiegel waren mehr oder weniger unförmig und in ihrer Entstehung wie oben beschrieben zu interpretieren. Die Maße lagen generell um 16–25 cm in der Länge und 15–20 cm in der Breite. Die Unterkanten der Depressionen waren häufig zerstört und der unterlagernde Bims schon zu sehen. Sonst lagen die Tiefen der Trittsiegel meist zwischen 2–6 cm.

Der Abstand zwischen den Trittsiegeln blieb offensichtlich nicht immer gleich, so daß die Pferde nicht durchgehend die gleiche Geschwindigkeit hatten, als sie über diese Fläche gelaufen waren. In Abb. 7 ist die mir am wahrscheinlichsten erscheinende Interpretation der Fährten dargestellt. Dieses Problem wurde dadurch nicht einfacher, daß der Aschenhorizont im Bereich der Fährten – vor allem gegen Ende – an vielen Stellen stärker gestört und Trittsiegel von einfachen Unterbrechungen der Aschenschicht nicht immer einwandfrei abzugrenzen waren. Möglicherweise sind

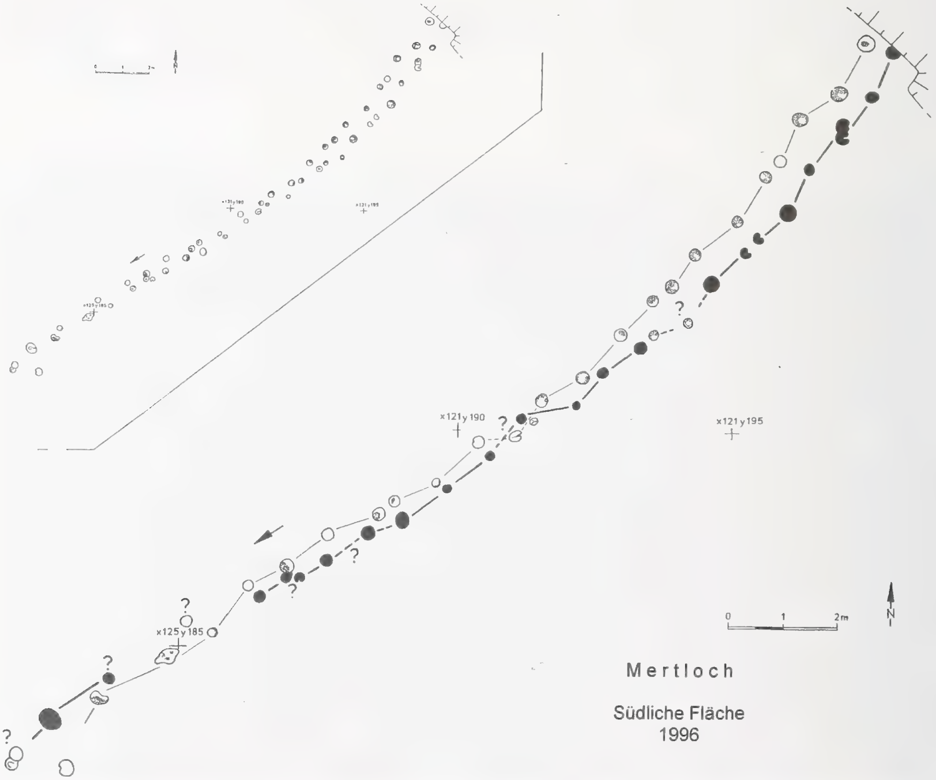


Abb. 7: Mertloch. Fährten zweier Pferde (*Equus ferus*) auf der „Südlichen Fläche“ (Sommer/Herbst 1996).

auch Trittsiegel vollständig zerstört worden. Gegen Ende der Fährten waren die Hufe beider Tiere ganz offensichtlich in eine Stelle getreten (Abb. 7, bei Punkt x 125 / y 185), so daß dort eine auffallend große, unförmige Depression entstand (L: 41 cm, B: 28 cm, T max.: 8,5 cm).

Insgesamt lassen sich die beiden Fährten der „Südlichen Fläche“ mit jenen der „Fläche am Feldweg“ recht gut vergleichen, wenn sich auch das ein oder andere Trittsiegel einem regelmäßigen Verlauf der Fährten nicht zuordnen ließ und hier scheinbar kurzfristig andere Bewegungsarten der Tiere dokumentiert waren, die sich aber nicht eindeutig interpretieren ließen (z.B. das kurzzeitige Stehenbleiben und dadurch Nachziehen der Beine etc.). Die Abstände der einzelnen Trittsiegel einer Fährte lagen zwischen 0,7 und 1,0 m, die Schrittlängen zumeist um 1,75 m und waren damit etwas geringer als gegen Ende der Fährten auf der „Fläche am Feldweg“. Der maximale Schrank lag zu Beginn der Fährten bei etwa 40 cm und wurde im weiteren Verlauf etwas geringer.

Die Pferdefährten kreuzten mehrere Fährten von Auerhühnern sowie die eines Braunbären. In vier Fällen waren die Trittsiegel der Auerhühner von denen der Pferde vollständig bzw. in einem Fall weitgehend zerstört worden, also älter als diese. Das Gleiche gilt auch im Fall des Bären: dort, wo die unförmige Depression gegen Ende der Pferdefährten lag, hätte sich eigentlich ein Trittsiegel der linken Bären-Hinterpranke befinden müssen, das jedoch fehlte, da es durch die Pferde vollständig unkenntlich gemacht worden war. Die Pferde der „Südlichen Fläche“ sind folglich nach – zumindest – diesem Bären hier entlanggelaufen.

Ganz im Südwesten der Fläche war der Aschenhorizont vollständig zerstört und nurmehr der unterlagernde Bims vorhanden, doch waren hier noch einzelne Trittsiegel der Pferde als seichte Depressionen in der Bimsoberkante auszumachen (s.o.).

Interpretation der Pferdefährten von 1996

Aufgrund der gleichartigen Ausrichtung der vier 1996 erkannten Pferdefährten in Mertloch (vgl. Abb. 3) nehme ich an, daß hier vier Pferde – eine kleine Gruppe bildend – gleichzeitig in dem dokumentierten Bereich, von Nordost kommend nach Südwest gerichtet, auf der kurzfristigen Landoberfläche des Aschenhorizontes entlanggelaufen waren.

In der Literatur konnte ich nur sehr wenige weitergehende Informationen zu fossilen oder rezenten Fährten von Pferden ausfindig machen. Um etwas mehr Informationen über die Gangart und die Schrittgeschwindigkeit der Pferde von Mertloch herauszubekommen, konnte ich im Oktober 1997 im Zoo der Wilhelma in Stuttgart eine kleine Przewalski-Gruppe (da diese Tiere den spätpleistozänen Pferden doch am nächsten kommen sollten) von älteren Stuten und etwa vier Monate alten Fohlen beobachten. Es war möglich, auf einer kleinen Sandfläche verschiedene Gangarten der Tiere zu provozieren und diese zu dokumentieren.

Im Vergleich zu den Mertlocher Befunden wurden in der Wilhelma durch die damals 22 Jahre alten Stuten (Widerristhöhe ca. 130 cm) ganz ähnliche Fährten hinterlassen (Abb. 8, obere Fährten), wie sie in Mertloch dokumentiert worden sind. Die einzelnen Trittsiegel der Stuten im Sand hatten Breiten von 12–13 cm. Beim Schritt wie beim Trab berührten bzw. überschnitten sich die Trittsiegel der Vorder- wie der Hinterhand oder die Hinterhand setzte genau in den Abdruck der Vorderhand der

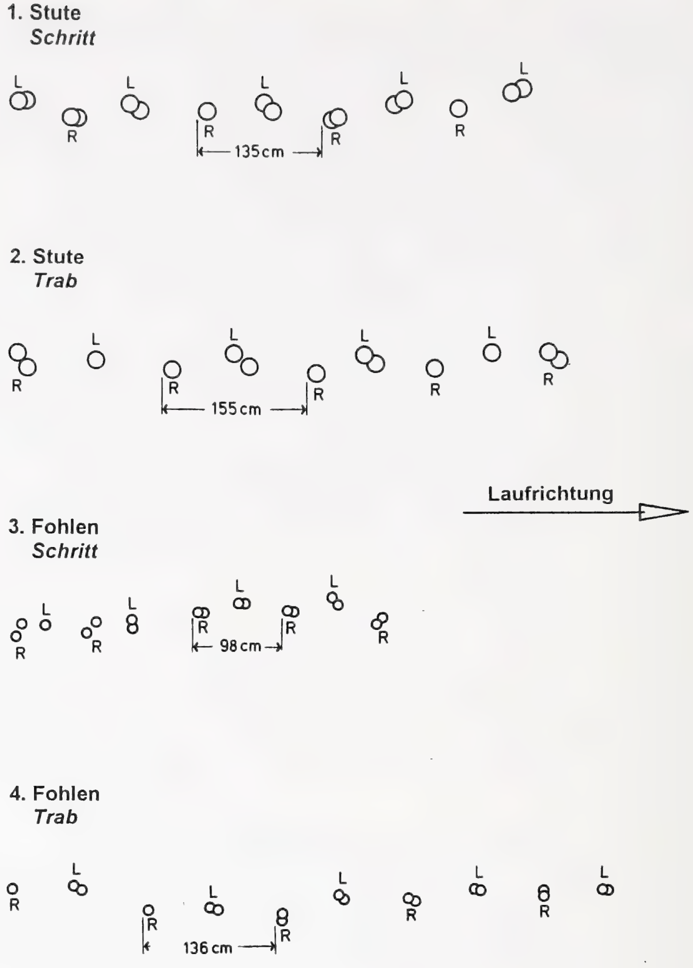

1. Stute
Schritt
L
R
135 cm
2. Stute
Trab
155 cm
Laufrichtung
3. Fohlen
Schritt
98 cm
4. Fohlen
Trab
136 cm
0
1
2 m

Abb. 8: Stuttgart-Wilhelma. Dokumentation kurzer, experimentell erzeugter Fährten von Stuten und Fohlen der dortigen kleinen Przewalski-Herde (*Equus przewalskii*) (Oktober 1997).

gleichen Körperseite. Beim Galopp lagen die Trittsiegel der Vorder- und Hinterhand oft weiter auseinander, so daß diese Fortbewegungsart für die Mertlocher Fährten auszuschließen ist. Beim Schritt lagen die einzelnen Trittsiegelgruppen etwa 60–70 cm auseinander bei einer Schrittlänge von etwa 1,35 m. Der schnelle Trab ergab zumeist höhere Einzelabstände zwischen 70 und 80 cm; wurde der Trab langsamer, pendelte sich der Abstand bei etwa 60 cm ein. Die Schrittlänge betrug demnach zwischen etwa 1,55 m und um 1,3 m.

Vergleicht man diese Werte mit jenen von Mertloch (besonders mit den gut interpretierbaren letzten Fährtenabschnitten der „Fläche am Feldweg“), fällt schnell auf, daß dort die Abstände zwischen den einzelnen Trittsiegeln (um 1 m) wie die Schrittlängen (um 2 m) generell deutlich höher waren.

Eine weitere Vergleichsmöglichkeit bot die etwa 35.000 Jahre alte Fährtenplatte von Bottrop-Welheim (von Koenigswald 1995), sind doch dort mit den Mertlocher Fährten gut übereinstimmende Befunde – die einzelnen Trittsiegel sind hier auch meist als schüsselförmige Depressionen überliefert – ebenfalls dem Pferd zugerechnet worden (vgl. a.a.O. Abb. 29). Die Abstände der einzlenen Trittsiegel der dortigen Fährten HF-5 und HF-6 lagen bei etwa 70 cm, die Schrittlängen zumeist zwischen 1,4 m und 1,5 m. Eine nur kurz erhaltene Fährte (HF-10), die taxonomisch nur „großen Huftieren“ zugeordnet wurde, weist Abstände zwischen den einzelnen Trittsiegeln von etwa 0,9 m und Schrittlängen von 1,80–1,95 m auf (die auch in Mertloch meist angetroffen wurden). Es könnte sich in diesem Fall demnach um ein größeres Pferd als bei den Fährten HF-5 & 6 handeln. Dies, zusammen mit den Beobachtungen aus der Wilhelma, läßt für die vier Mertlocher Fährten den Schluß zu, daß es sich in Mertloch wohl im Vergleich zu Bottrop und der Wilhelma um etwas größere (vielleicht in ihrer Fortbewegungsgeschwindigkeit – wohl einem forschen Trab – auch etwas schnellere) Pferde gehandelt hatte, auch wenn der Schrank der Mertlocher Fährten nicht sehr ausgeprägt war (vgl. von Koenigswald et al. 1995, 29 [HF-10]), eine Größe, die aber insgesamt variabel zu sein scheint.

Diese Beobachtungen werden besonders durch die Analyse der Fährten vom Frühjahr 1997 ergänzt.

Pferdefährten von 1997

Im Frühjahr 1997 begann etwa 150 m östlich der „Südlichen Fläche“ erneut die Bimsausbeute, bei der ich auf dem bekannten Aschenhorizont wieder die schon vom Vorjahr her bekannten schüsselförmigen Depressionen neuer Pferdefährten ausfindig machen konnte. Die Fläche war nach Osten hin durch eine bereits früher ausgebeute-

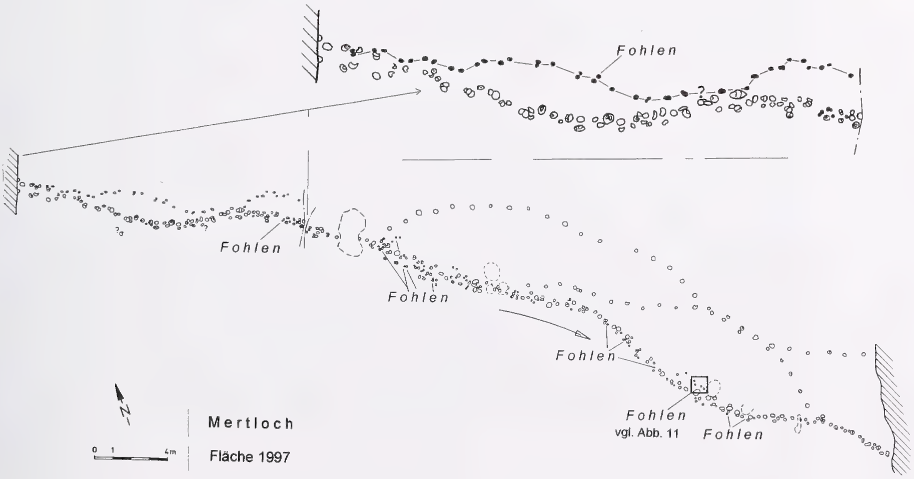


Abb. 9: Mertloch. Fährten mehrerer Pferde (*Equus ferus*), darunter auch solche (mindestens) eines Fohlens, auf der Fläche von 1997.

te Parzelle begrenzt und wurde durch die Bimsausbeute zweimal nach Westen hin erweitert, bis auch dort eine bereits abgebaute Parzelle erreicht wurde. So ergab sich insgesamt eine doch recht große Fläche mit einer West-Ost-Erstreckung von rd. 51 m (Abb. 9). Auf der ganzen Länge sind Pferdefährten erhalten geblieben, die komplett aufgenommen wurden. Im Gegensatz zu den vorjährigen Fährten war die Dichte der Trittsiegel überraschend, und es wurde schnell klar, daß hier 10.966 cal. BC eine größere Gruppe entlanggezogen war (Abb. 10 & 12). Neben den zahlreichen Pferdefährten waren nur noch – ganz anders als auf den übrigen Flächen, wo die Vögel dominierten – zwei kurze Auerhuhnfährten zutage getreten.

Außerdem ließ sich im Ostteil der Fährte der sehr klare Blattabdruck eines Laubbaumes ausmachen, der nach F. Bittmann, Wilhelmshaven, von einer Pappel (*Populus* sp.) stammte. Dies belegt mit einiger Wahrscheinlichkeit, daß zur Zeit der Aschenablagerungen in Mertloch noch belaubte Bäume standen.

Die einzelnen Trittsiegel entsprachen völlig den im Vorjahr entdeckten. Wiederum waren zumeist schüsselförmige Depressionen vorhanden, die z. T. beträchtlich in den Aschenhorizont eingedrückt waren. Allerdings ließen sich verschiedentlich auch deutliche Hufumrisse ausmachen, die für die Fährten wiederum die ehemalige Laufrichtung der Tiere bestimmten; an einigen Stellen zeigten deutliche Doppeltritte, daß die Hinterhand das Trittsiegel der Vorderhand nur knapp verfehlte. Überraschend war, daß sich auch sehr kleine Trittsiegel fanden, die vor allem im Westen der Fläche eine deutliche Fährte bildeten, die sich eindeutig – zumindest in diesem Teil – einem jungen Fohlen zuordnen ließ (Abb. 9, oben & 12); die Trittsiegel waren oval geformt. Diese Trittsiegel waren wohl auf einem noch recht weichen Teil des Aschenhorizontes entstanden, wo sich selbst die Hufe der relativ leichten Fohlen tief eindrücken konnten. Deutlicher waren einige Fohlen-Trittsiegel im Osten der Fläche erhalten. Dort, wo sich der erwähnte Blattabdruck fand, waren vier sehr klare, kleine Trittsiegel von Fohlen vorhanden (Abb. 11).

Die Längen (in Laufrichtung) und Breiten (senkrecht dazu) der einzelnen Trittsiegel größerer Pferde variierten in ihren Dimensionen beträchtlich (von 15 / 10 bis 33 / 36 cm; meist im Bereich von 18 / 17 cm). Dies ist auf das unterschiedlich häufige Treten der Hufe in eine Stelle zurückzuführen (es können ein, zwei oder auch mehrere Huftritte ein Trittsiegel gebildet haben). Auffallend kleine Trittsiegel könnten von subadulten Tieren stammen oder undiagnostische Fohlen(Doppel-)Tritte repräsentieren. Drei deutliche Hufabdrücke adulter Pferde hatten die folgenden Maße: Länge (in Laufrichtung): 12,5 / 14,5 / 15,0 cm, Breite (senkrecht dazu): 15,0 / 17,0 / 17,5 cm. Die Längenwerte stimmten mit jenen der Trittsiegel der „Fläche am Feldweg“ von 1996 gut überein, doch ist die Breite deutlich größer. Offenbar war an diesen Stellen – ähnlich wie für die „Südliche Fläche“ vermutet – der Untergrund noch recht plastisch, so daß sich breite Trittsiegel ausbildeten.

Klare Trittsiegel einzelner Fohlenhufe fanden sich, wie erwähnt, vor allem im Ostteil der Fläche, mitunter in Form eines D-förmigen Umrisses; zwei Trittsiegel waren leicht sichelförmig überliefert (Abb. 11). Sonst waren nur rundliche (Einzeltritt) oder ovale (zumeist sicher Doppeltritte) Trittsiegel vorhanden mit Längen von etwa 7–10 cm. Die Maße der deutlichsten Trittsiegel waren: Länge (in Laufrichtung): 4,5 / 5,0 / 5,0 / 6,0 cm, Breite (senkrecht dazu): 6,5 / 7,0 / 7,0 / 7,0 cm.

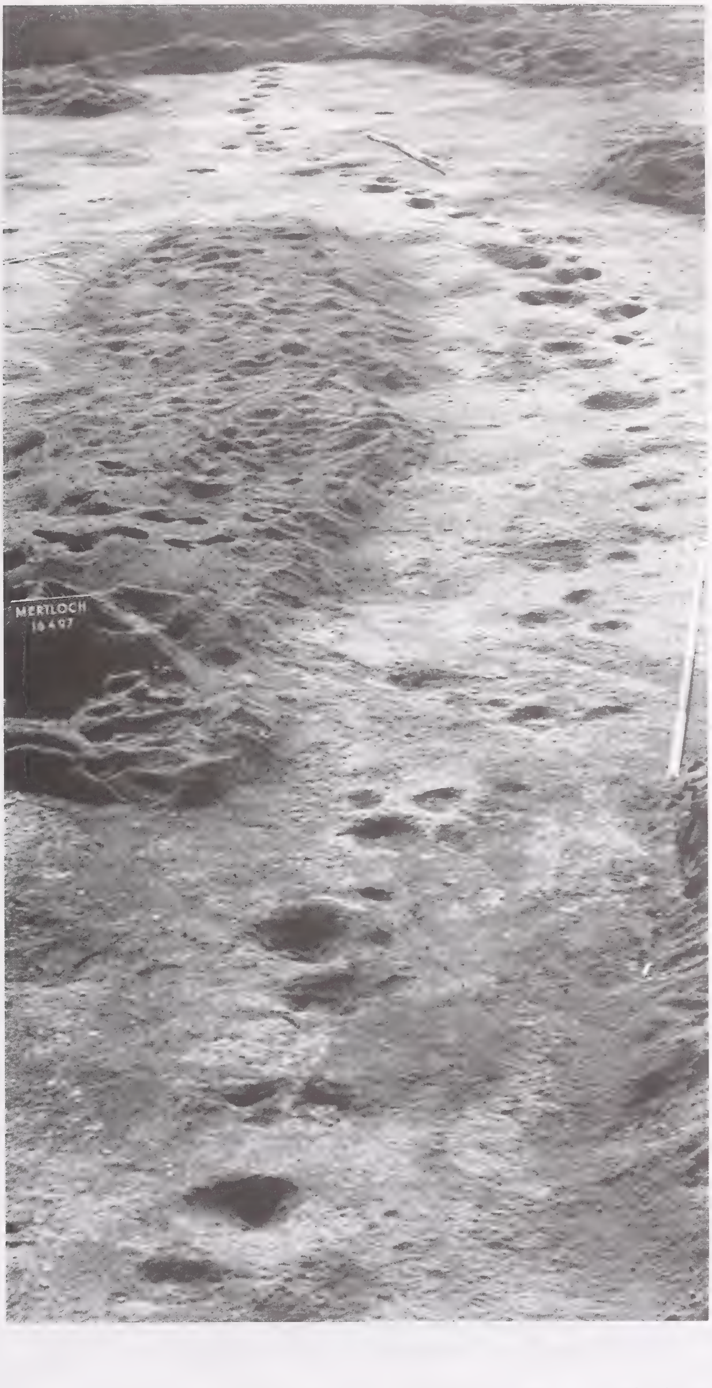


Abb. 10: Mertloch. Blick auf das „Hauptfeld" mit den Fährten mehrerer Pferde (*Equus ferus*); Ostteil der Fläche von 1997 (im Bildhintergrund der östliche Grabungsrand; vgl. Abb. 9).

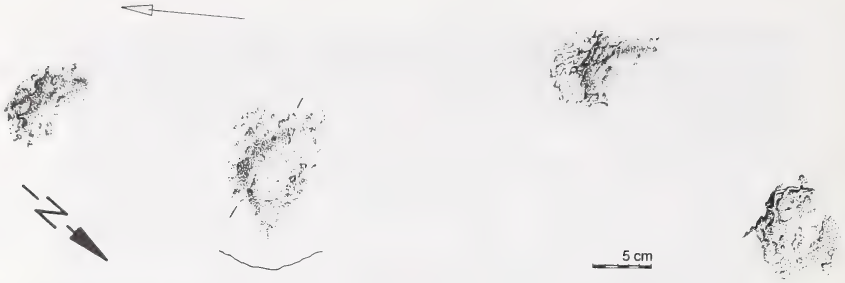


Abb. 11: Mertloch. Kleine Trittsiegel eines jungen Fohlens (*Equus ferus*) auf der Fläche von 1997.

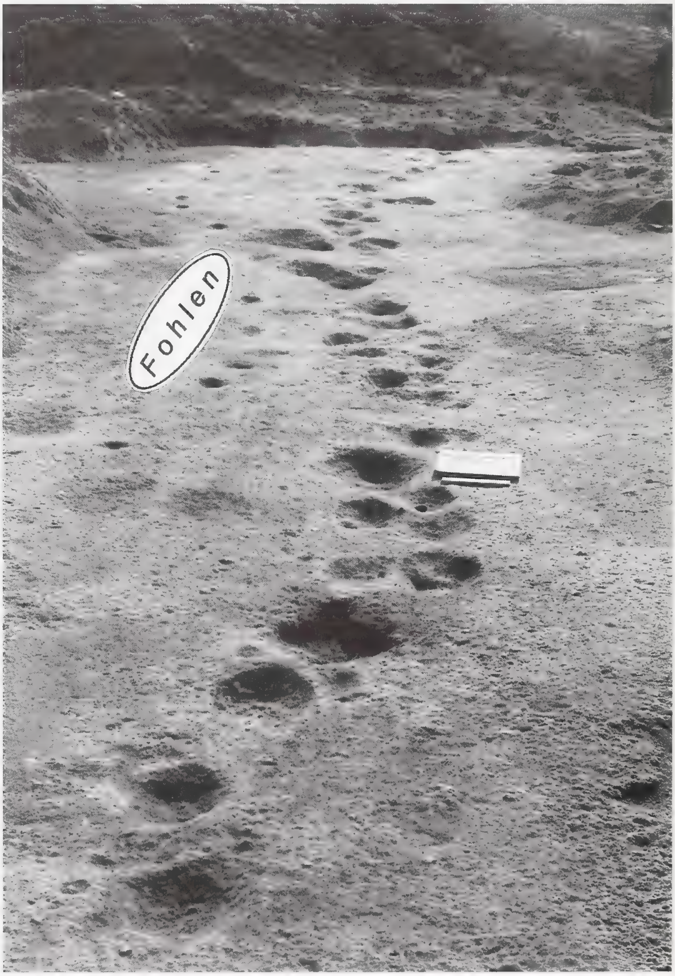


Abb. 12: Mertloch. Westteil der Fläche von 1997 mit Fährten von Pferden (*Equus ferus*); im linken Bildteil die Fährte eines Fohlens (vgl. Abb. 9, oben; Blickrichtung nach Osten).

Diese Trittsiegel bildeten nur sehr flache Dellen im Untergrund; hier konnte der Aschenhorizont das Gewicht der Fohlen offenbar gut tragen, während die Trittsiegel sonst deutlich tiefer eingedrückt waren.

Die Laufrichtung der Tiere auf dem dokumentierten Flächenausschnitt war aufgrund mehrerer klarer Hufabdrücke nach Südosten gerichtet. Im Nordwesten begannen die Fährten auf einer insgesamt schmalen Fläche, die nach Osten hin immer breiter wurde, da hier ein Fohlen etwas nach Norden ausgeschert war (Abb. 9 oben, und 12). Nach etwa 19 m trennte sich von dem „Hauptfeld" eine weitere Fährte, die diesmal jedoch von einem großen Tier (Pferd 1) stammte, dessen Fährte bis zum Ende der dokumentierten Fläche nicht mehr mit dem „Hauptfeld" zusammentraf („freie" Gesamtlänge: 28 m). Etwa 7 m nach dieser ersten Abspaltung scherte ein weiteres großes Tier (Pferd 2) wiederum nach Norden aus, kreuzte nach einigen Metern die Fährte von Pferd 1 und traf kurz vor Ende der Fläche mit dem „Hauptfeld" wieder zusammen. Diese Einzelfährte konnte in dieser Form auf 18 m verfolgt werden. Nur wenige Trittsiegel des „Hauptfeldes" ließen sich mit einiger Sicherheit noch der Fährte von Pferd 2 zuordnen. Für Pferd 1 gelang es nicht zufriedenstellend, vor dem Ausscheren der Fährte dieser Trittsiegel aus dem „Hauptfeld" zuzuordnen; zudem war in diesem Bereich eine Störung vorhanden.

- Fährte Pferd 1 (Abb. 13 a)

Die 30 Trittsiegel der Fährte waren jeweils sehr einheitlich in den oben beschriebenen schüsselförmigen Vertiefungen ausgeprägt; die Hinterhand war immer deutlich in das Trittsiegel der Vorderhand getreten, wodurch diese Vertiefungen entstanden waren. Der Abstand der der jeweiligen Körperseite gut zuzuordnenden Trittsiegel betrug recht regelmäßig zwischen ca. 0,9 m und 1,1 m, was Schrittlängen um 1,8 / 2 m ausmachte. Der Schrank war sehr schmal bei etwa 25 cm. Die Fährte verlief recht gleichmäßig und führte in einem regelmäßigen sinusförmigen Verlauf nach Nordosten. Diese Fährte war insgesamt mit denjenigen von 1996 recht gut zu vergleichen.

- Fährte Pferd 2 (Abb. 13 b)

Der Beginn dieser Fährte schien im „Hauptfeld" noch mit drei Trittsiegeln auszumachen zu sein, doch machten zwei Störungen die Sache nicht deutlicher. Die Trittsiegel entsprachen denen von Pferd 1, obwohl das dritte Trittsiegel nur sehr flach ausgeprägt war. Abseits der Trittsiegel aus dem „Hauptfeld" waren insgesamt 22 Trittsiegel dieser Fährte zuzuordnen, wobei zu Anfang jeweils ausnahmsweise zwei isolierte Abdrücke der Hinter- und Vorderhand der gleichen Körperseite zu erkennen waren. Abstand und Schrittlänge entsprachen der Fährte von Pferd 1, wobei jedoch zu Anfang einmal der Abstand nur etwa 0,75 m ausmachte. Hier war dann der Schrank auch gleich etwas ausgeprägter (rd. 30 cm), wie es auch im Mittelteil der Fährte vereinzelt vorkam. Sonst entsprach die Fährte der zuvor beschriebenen und zeigte ebenfalls einen sinusförmigen Verlauf.

Beide Fährten trafen sich im Ostteil der Fläche, um auf wenigen Metern parallel zu verlaufen, trennten sich jedoch wieder, nachdem beide Pferde mit ihren linken Extremitäten in die gleiche Stelle getreten waren. Der maximale Abstand beider Fährten zu denen des „Hauptfeldes" betrug etwa 4 m.

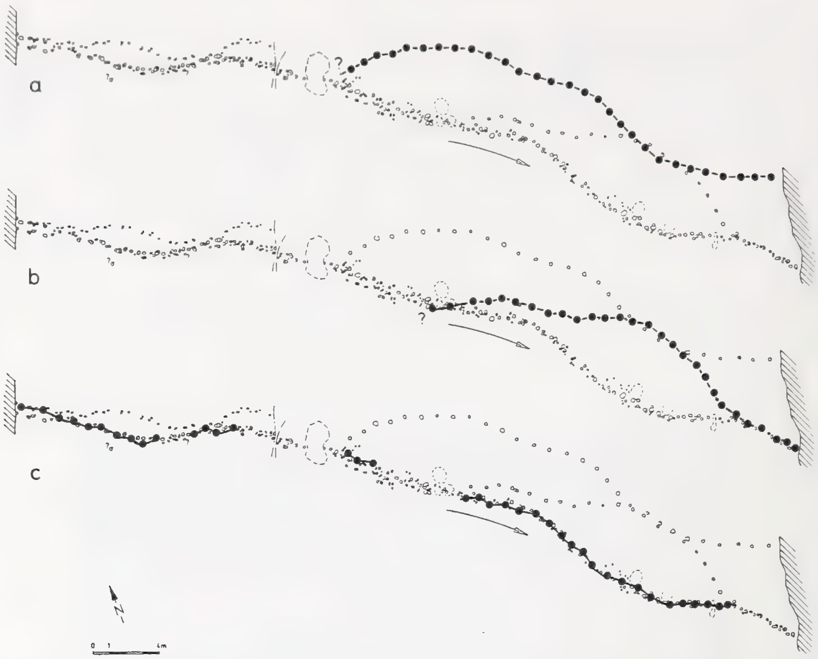


Abb. 13: Mertloch. Unterscheidung der Fährten verschiedener Pferde (*Equus ferus*) auf der Fläche von 1997. – a Pferd 1. – b Pferd 2. – c Teilfährten im „Hauptfeld“ der Trittsiegel.

- „Hauptfeld“ (Abb. 13 c)

Ganz offensichtlich bestand das „Hauptfeld“ aus den Fährten mehrerer Tiere. Insgesamt sind hier (abseits der eindeutigen Trittsiegel des / der Fohlen) rd. 120 Trittsiegel sowie vier fragliche vorhanden gewesen. Es mag sich dabei – ohne Fohlen, aber einschließlich der oben beschriebenen Pferde 1 & 2 – um mindestens vier adulte / subadulte Tiere gehandelt haben, da einige Trittsiegel eine geringere Größe aufwiesen. Aufgrund der Dichte war es schwierig, einzelne Fährten zu separieren, doch ist in Abb. 13 c ein entsprechender Versuch für einige Bereiche dargestellt. Die Abstände der einzelnen Trittsiegel dieser rekonstruierten Fährtenteile lagen meist um 0,9 m. Nach dem Befundplan können kurze Abschnitte weiterer (einer weiteren?) Fährten hier und da erkannt werden, die die gleichen Charakteristika aufweisen wie die übrigen, isolierten Fährten.

Insgesamt zeigte das „Hauptfeld“ wie die oben beschriebenen Einzelfährten einen sinusförmigen Verlauf. Die maximale Amplitude in seinem Mittelteil lag etwas über 3 m.

- Fohlen (Abb. 9, oben & 12)

Die Trittsiegel eines kleinen Fohlens sind oben bereits beschrieben. Sie bildeten im Westen eine durchgehende Fährte aus zumeist deutlichen Doppeltritten, die entweder direkt hintereinander, seitlich versetzt oder auch mit etwas Abstand voneinander angeordnet waren. Die Fährte war lediglich im äußersten westlichen Teil regelmäßig ausgeprägt. Der Abstand der einzelnen Trittsiegelgruppen betrug rd. 0,6 / 0,7 m, die Schrittlänge um etwa 1,5 m. Der Schrank war nur gering ausgeprägt.

Nach Osten ließ sich die Fährte nicht weiter verfolgen, es waren nur einzelne Trittsiegel aufgrund ihrer geringen Dimensionen dem Fohlen zuzuordnen. Im Mittelteil und gegen Ende des „Hauptfeldes“ erschienen dann zwischen den größeren Trittsiegeln kleine Abdrücke der Fohlenhufe, die meist kein System mehr erkennen ließen.

Interpretation der Pferdefährten von 1997

Die Fährten der Pferde 1 & 2 ließen sich – wie die des Vorjahres – größeren Tieren zuordnen, die offenbar im Trab die Fläche passierten. Die wenigen Trittsiegel im Bereich des „Hauptfeldes“, die einer Fährte zugeordnet werden konnten, lagen etwas weniger auseinander, so daß dort die Bewegungsgeschwindigkeit etwas reduzierter gewesen war. Sie dürfte aber noch über dem Fortbewegungsschritt gelegen haben, zeigt doch eine Studie experimentell erzeugter Schrittgeschwindigkeiten anhand englischer Vollblüter (Widerrist 158 bzw. 170 cm; frdl. mündl. Mittlg. D. Groß, Kirchsahr), daß es zwischen der Widerristhöhe und der Schrittlänge im Fortbewegungsschritt (also einem gleichmäßigen, schnellen Schritt, wobei die Hinterhand genau in den Abdruck der Vorderhand tritt) eine enge Korrelation gibt (Schrittlänge = Widerristhöhe) und wohl erst beim Trab die Schrittlänge deutlich größer wird. Hieraus resultiert, daß sich die adulten Pferde, soweit in Mertloch dokumentiert, vornehmlich in leichtem bis forschem Trab über die Fläche bewegten, liegen die Schrittlängen doch deutlich über 1,5 m.

Die Fohlen-Trittsiegel ließen sich zunächst nur einem Tier zuweisen. Im späteren Verlauf der Fährtengruppe schien es nicht ausgeschlossen zu sein, daß zwei Fohlen präsent waren, da die einzelnen Trittsiegel an einigen Stellen recht „breit gestreut“ vorlagen. Doch dies mag auch damit zu erklären sein, daß nur ein Fohlen – wie es bei rezenten recht jungen Fohlen oft zu beobachten ist – zwischen den Beinen der Mutter und weiteren Mitgliedern der Familiengruppe herumgesprungen war.

Für die Rekonstruktion des Fohlenalters helfen die Informationen aus der Wilhelma in Stuttgart (s.o.) weiter, konnten doch dort auch die Trittsiegel zweier junger, rd. vier Monate alter Fohlen mit einer Widerristhöhe von ca. 110 cm untersucht werden (Abb. 8, untere Fährten). Die Breiten der gut ausgeprägten Trittsiegel im Sand betrugen zwischen 7–8 cm und lagen damit etwas über den Werten der deutlichen Fohlentrittsiegel von Mertloch. Rezente, gerade geborene Przewalski-Fohlen haben Hufbreiten („Querdurchmesser der Fußungsfläche“) von rd. 4 cm (frdl. Mittlg. B. Patan, Berlin). Zieht man in Betracht, daß – wie oben diskutiert – die Pferde von Mertloch etwas größer als rezente Przewalski-Pferde waren, dürfte die Geburt des Fohlens von Mertloch noch nicht sehr lange zurückgelegen haben, als es in dem Aschenhorizont seine Trittsiegel hinterließ. Dies scheint auch die Interpretation der Fohlenfährte im Vergleich zu denjenigen der Wilhelma zu bestätigen. Die im Schritt wie im Trab erzeugten Fährten waren mit derjenigen von Mertloch morphologisch gut zu vergleichen. Auch hier waren die Trittsiegel der einzelnen Hufe meist separiert bzw. als Doppeltritte ausgeprägt. Die Schrittlänge beim Schritt betrug um 1 m, beim Trab rd. 1,35 m. Die meßbaren Werte von Mertloch mit etwa 1,5 m liegen etwas darüber, so daß sich das Fohlen wohl schneller fortbewegte und – obwohl offenbar jünger als die aus der Wilhelma – im Gegensatz zu rezenten Przewalski-Fohlen vermutlich auch etwas größer (langbeiniger) war.

Pferdefährten von 1999

Zuletzt konnte im Sommer und Herbst 1999 weiter im Osten die mit über 1000 m^2 bisher größte zusammenhängende Fläche mit Tierfährten untersucht werden. Dem Bimsabbau folgend, mußte die Fläche in vier Sektoren untersucht werden. Entdeckt wurden zahlreiche Pferdefährten, deren Trittsiegel z. T. äußerst qualitätvoll erhalten waren, daneben einige kurze Stücke von Auerhuhnfährten.

Über 500 einzelne Trittsiegel (darunter viele gepaart als Doppeltritte) sowie einige Dutzend fragliche Trittsiegel von Pferden konnten dokumentiert werden. Mitunter waren die Trittsiegel sehr randscharf, „hufeisenförmig“ erhalten und kaum in den Aschenhorizont eingedrückt (Abb. 14–16); hier war die Aschenoberfläche offenbar schon deutlich angetrocknet, als die Tiere auf ihr liefen. Tiefe, näpfchenförmige Trittsiegel, wie bei den früheren Flächen üblich, waren die Ausnahme und kennzeichneten nur wenige durchfeuchtete Partien zum Zeitpunkt der Trittsiegelbildung.

Zumeist waren die einzelnen deutlichen Trittsiegel zwischen 14–16 cm lang und um 15 cm breit, doch ist die Variationsbreite nicht unerheblich. Während der Freilegung fielen im Mittelsektor einige wesentlich kleinere, klar abgrenzbare Trittsiegel auf, die auf ein etwas jüngeres (subadultes) Tier rückschließen ließen. Diese Trittsiegel hatten folgende Maße: Länge (in Laufrichtung): 13 / 13 / 13 / 13 / 13 / 14 cm, Breite (senkrecht dazu): 12 / 14 / 13 / 13 / 13 / 13 cm.

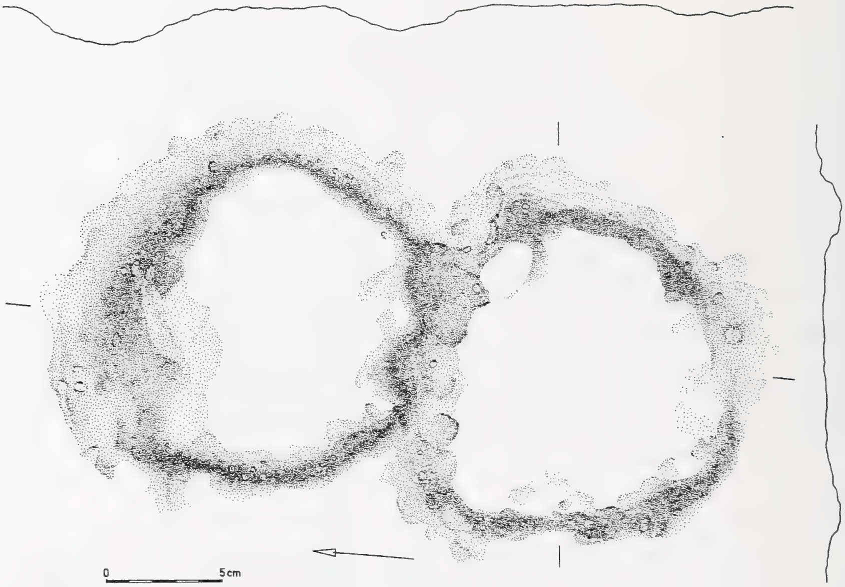


Abb. 14: Mertloch. Ein Doppeltritt von *Equus ferus* aus der Fläche von 1999.

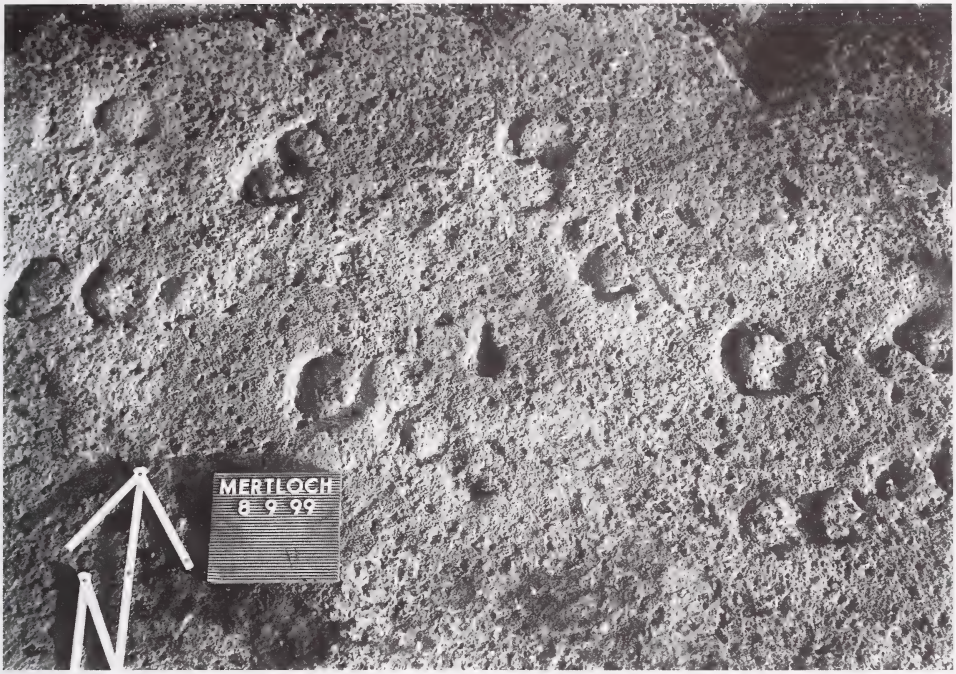


Abb. 15: Mertloch. Ausschnitt der Fläche von 1999 mit den Trittsiegeln dreier Pferde (*Equus ferus*); vgl. Abb. 18.

Ganz im Osten fanden sich Trittsiegel, die von der Hufspitze weg in Laufrichtung eine langgezogene leichte Vertiefung unterschiedlicher Länge zeigten; dies war dreizehn Mal der Fall. Diese Verlängerungen waren vor allem ganz im Osten der Fläche sehr markant ausgeprägt mit Gesamtlängen um 20/30 cm (Abb. 17). Ganz offensichtlich zog hier ein leicht lahmendes Tier den Huf nach und hinterließ auf der Aschenoberfläche diese Schleifspuren.

Auf einer Gesamtlänge von über 100 m konnten Pferdefährten dokumentiert werden (Abb. 18). In dieser Fläche waren drei Tiere klar zu unterscheiden, vor allem im westlichen Bereich. Die Fährten begannen im Südosten an einer Parzellengrenze (die südlich anschließende Parzelle ist noch nicht ausgebimst und untersucht worden, so daß der Anschluß zu den Fährtenteilen weiter im Osten noch nicht hergestellt ist); die hier nicht sonderlich klaren drei Einzelfährten kamen recht bald zusammen (Abb. 18, oben a). Die Tiere bewegten sich dann zunächst fast auf einer Linie nach NNW, später NW. Nach knapp 30 m trennte sich ein Tier (1) und bog nach SW ab, während die verbliebenen zwei Tiere weiter nach NW liefen (oder schon etwas weiter waren, da sie ja hintereinander gingen). Bald jedoch „überlegte“ es sich ein zweites Tier (2) noch mal und folgte dem ersten Tier nach SW, fast parallel etwa 3 m nach Norden versetzt. Das dritte Tier (3) jedoch behielt die ursprüngliche Richtung bei, legte dann aber über die rechte Seite eine Kehrtwende ein und folgte den beiden anderen Tieren nach SW. Nach wenigen Metern trennten sich die Tiere und zogen in verschiedene

Richtungen; dann war jedoch die Parzellengrenze erreicht (hier, im Westen der Parzelle, begannen wir mit der Freilegung und haben dabei die [südlichste] Fährte von Tier 1 nicht erkannt).

Nach der Auffächerung ließen sich die Fährten natürlich gut unterscheiden und auch metrisch erfassen. Die größten Abstände zwischen den einzelnen Doppeltritten, um die es sich hier zumeist handelte, lagen bei der südlicheren Fährte (1) um bzw. deutlich über 1 m (was Schrittlängen von über 2 m bedeutete), während die beiden anderen Fährten (2 & 3) z.T. variable Abstände, jedoch meist Werte um 0,8 m aufwiesen. Nach Westen setzte sich dies mit Schrittlängen von 1,4–1,9 m fort. Dies zeigte, daß auch hier wie in den früheren Jahren als Fortbewegungsart der Trab, bei einem Schrank von 30–50 cm, dokumentiert war.

Östlich der oben angesprochenen Unterbrechung waren zunächst auf ca. 17 m zwei recht klar unterscheidbare Fährten zu erkennen, die fast auf einer Linie von Osten nach Westen liefen (Abb. 18, oben b). Die Abstände der Einzeltritte betrugen wieder zumeist 0,8–1 m bei einem Schrank um 40 cm. Die Fährten begannen zusammen mit einer ganzen Reihe von Trittsiegeln ganz im Südosten der Fläche in der angrenzenden, noch nicht untersuchten Parzelle. Diese verliefen zunächst mit den soeben beschriebenen Fährten parallel, bogen dann jedoch genau nach Norden ab, um nach 14 m nach Südosten einzubiegen. Hier war der weitere Verlauf schwierig zu entschlüsseln, da wir diesen Teil aufgrund der Parzellengrenzen nicht großräumiger frei-

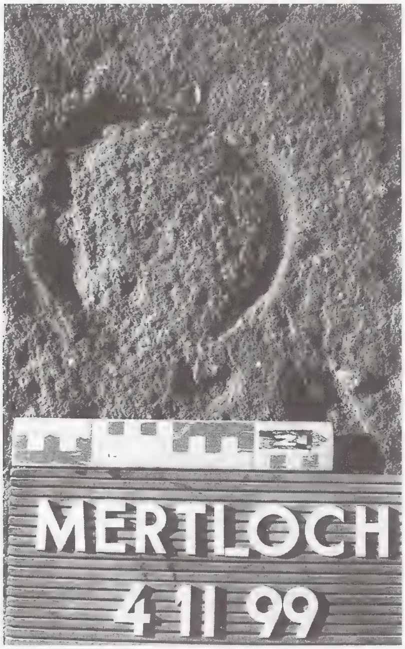


Abb. 16: Mertloch. Einzelnes Trittsiegel von *Equus ferus* aus dem östlichen Teil der Fährten von 1999 (vgl. Abb. 18, oben b).

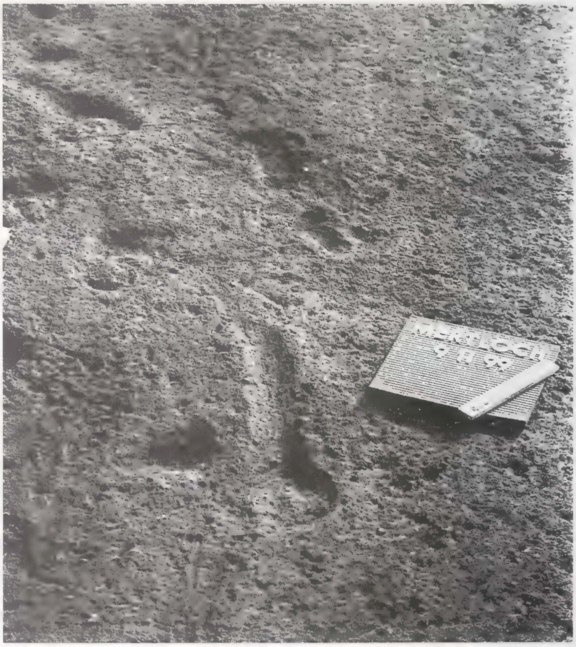


Abb. 17: Mertloch. Trittsiegel mit z.T. deutlichen „Schleifspuren" der Hufspitze, die auf ein leicht lahmendes Pferd (*Equus ferus*) hindeuten; vgl. Abb. 18.

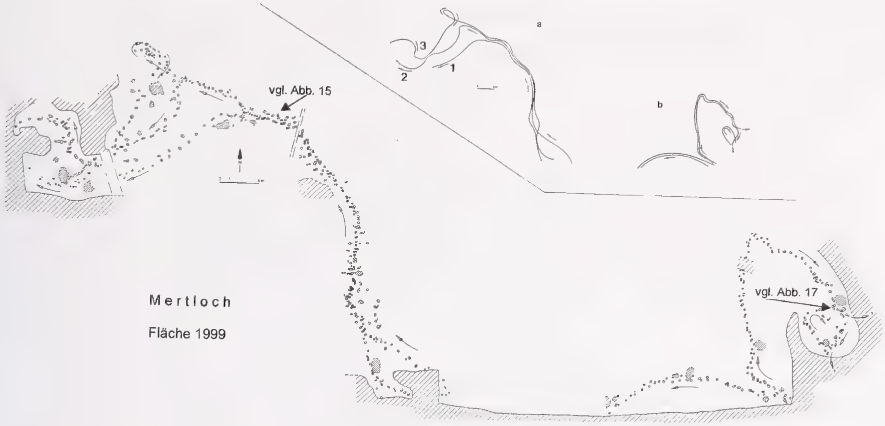


Abb. 18: Mertloch. Fläche von 1999 mit den Fährten mindestens dreier Pferde (*Equus ferus*).

legen konnten. Es könnte sein, daß ein Tier nach Südosten aus der Parzelle heraustrat und sich ein weiteres, nachdem es einen Bogen nach Süden vollführt hatte, diesem anschloß. Insgesamt sind in diesem südöstlichsten Teil der untersuchten Parzelle aufgrund der Dichte der Trittsiegel offenbar zwei Pferde repräsentiert, die sich ganz offensichtlich mit nicht allzu großer (Schritt-)Geschwindigkeit fortbewegten.

In diesem südöstlichen Teil der Fläche war das aufgrund der kleineren Hufmaße deutlich faßbare jüngere Tier, das im mittleren Teil der Fläche zu erkennen war, nicht vorhanden. Jedoch fanden sich hier, wie angesprochen, Trittsiegel mit „Schleifspuren“ eines lahmenden Tieres.

Zusammenfassung und Interpretation

In Mertloch konnten zwischen 1996 und 1999 auf einem Aschenhorizont innerhalb der Ablagerungen des spätallerødzeitlichen Laacher See-Vulkans die Fährten von rd. einem Dutzend Pferden unterschieden werden, darunter mindestens ein junges Fohlen. Zumeist verliefen die Fährten in West-Ost-Richtung parallel zu dem wenig nördlich gelegenen St. Georgenbach. Lediglich die 1997 untersuchten Fährten verliefen genau in die entgegengesetzte Richtung; auch die Fährten im Ostteil der Fläche von 1999 zeigten z.T. eine andere Ausrichtung (Abb. 3).

Es ist daher fraglich, ob alle Fährten auf die Präsenz nur einer größeren Pferdegruppe (-familie) zurückzuführen sind oder ob in Mertloch zeitlich auseinanderliegende Einzelereignisse – also nacheinander eintreffende Kleinstgruppen von Pferden – dokumentiert sind. Hierfür könnten auch die unterschiedlich erhaltenen Trittsiegel (weicher und schon angetrockneter Untergrund) sprechen.

Die Interpretation der Fährten und einzelner Trittsiegel im Vergleich mit den Ergebnissen verschiedener Experimente und den Fährten aus Bottrop legen es nahe, daß es sich bei den Pferden von Mertloch um etwas größere Tiere als die heutigen Przewalski-Pferde handelte. Ob die Tiere den Ausbruch des Laacher See-Vulkans weiter nördlich im Neuwieder Becken überlebt hatten und nach Süden vertrieben worden waren oder kurzfristig von außerhalb (z.B. dem schützenden Moseltal im Süden) kommend in den Bereich von Mertloch hineingezogen waren, läßt sich nur spekulieren.

Nach ersten Überlegungen, die auf Diskussionen mit dem Vulkanologen Dr. P. Ippach, Mayen, zurückgehen, dürfte der Aschenhorizont mit den Trittsiegeln in die mittlere Phase der Laacher See-Eruption (MLST) zu datieren sein, als der Vulkan seine größte Energie entfaltete, große Aschenmengen ausstieß und zahlreiche Glutlawinen durch die Täler rasten (Schmincke et al. 1999). Dies muß auch im rd. 15 km südlich gelegenen Mertloch noch ein gewaltiges Schauspiel gewesen sein und die Tiere mögen, nachdem sie vielleicht von dem initialen Bimsregen zunächst vertrieben worden waren, nicht zuletzt aus Neugier wieder in Richtung auf das Geschehen zugegangen sein. Offenbar gab es vom Laacher See nach Süden gerichtet zu dieser Zeit kurzzeitig eine Unterbrechung in der vulkanischen Sedimentation, nachdem die Aschenschicht abgelagert worden war und anschließend – durch Regen aufgeweicht – Plastizität erhalten hatte.

Wie viel Zeit nach dem Auftreten der Tiere, dem Antrocknen der Oberfläche und der Sedimentation der hangenden Bimssande verstrich, ist bisher noch nicht faßbar. Die Vulkanologen gehen bisher von nur wenigen Wochen für die Gesamtzeit der Laacher See-Eruption aus (Schmincke et al. 1999).

Abschließend sei zu diesem Thema noch ein Aspekt kurz angesprochen: Die Jahreszeit der Eruption des Laacher See-Vulkans scheint durch die Befunde von Mertloch ebenfalls erhellt worden zu sein. Nach den rezenten Vergleichsstudien im Zoologischen Garten der Wilhelma in Stuttgart waren die Trittsiegel der dortigen, wenige Monate alten Przewalski-Fohlen deutlich größer als diejenigen der Fohlen von Mertloch (etwa 5 cm Durchmesser). Wenn es sich bei den Pferden aus Mertloch um etwas größere Tiere als die Przewalski-Pferde gehandelt hatte, dürfte die Größe der Fohlen-Trittsiegel in Mertloch ein Hinweis auf eine Eruption des Laacher See-Vulkans im (späten) Frühjahr / Frühsommer sein, werden die Fohlen doch vor allem von April–Juni geboren (vgl. Berger 1986: 104). Die gleichfalls dokumentierte „Versammlung“ von Auerwild könnte auf das Balzverhalten zur gleichen Jahreszeit zurückzuführen sein. Untersuchungen an laminierten Seesedimenten des Meerfelder Maares in der benachbarten Westeifel deuten auch auf eine Eruption des Laacher See-Vulkans im Frühjahr (Zolitschka 1988: 90) hin, genauso wie vergleichbare Untersuchungen weit außerhalb des Eruptionsgebietes in Nord- und Süddeutschland. Dort ist während des späten Frühjahrs / Frühsommers die Laacher See-Asche eingeweht worden (J. Merkt unveröff.; Merkt & Müller 1999: 48), so daß sich die jahreszeitliche Einordnung der Pferdefährten in Mertloch zu bestätigen scheint.

Die Entdeckung der Tierfährten ist natürlich ein reiner Glücksfall, wie er aber für die Archäologie und Paläontologie meist unabdingbar ist. Bis jetzt wurde nur hier um Mertloch-Polch jener Aschenhorizont innerhalb der Laacher See-Tephrenabfolge festgestellt, der stabil genug war, um die Untersuchung seiner Oberfläche zu erlauben. So wurde auch im Mai 1995 nördlich des St. Georgenbaches auf Polcher Gebiet beim Bimsabbau der gleiche Horizont mit Regentropfeneindrücken angetroffen. Es ist daher davon auszugehen, daß zumindest in dem gesamten näheren Umfeld im Maifeld Tierfährtenerhaltung möglich war oder – soweit durch Bimsabbau noch nicht zerstört – auch noch ist. Voruntersuchungen durch die Kollegen der Archäologischen

Denkmalpflege Koblenz westlich der bisher untersuchten Stellen bei Mertloch haben dann auch im Herbst 2000 weitere Tierfährten freigelegt, darunter solche von Auerhuhn und -hahn sowie Braunbär, aber auch von weiteren Pferden.

Anmerkung zu Dokumentation, Bergung und Präsentation

Die Fährten sind alle vor Ort in einen Plan 1:50 übertragen worden. Die ersten Fährten wurden auch 1:1 auf Plastikfolie abgezeichnet. Zahlreiche Latexabdrücke und Fotos, Übersichts- wie Detailaufnahmen, ergänzen die Dokumentation. Viele Trittsiegel und Fährtenteile konnten aufgrund der Stabilität des Aschenhorizontes auch aus dem Anstehenden herausgeschnitten, mitgenommen und gehärtet werden. Teile der Fährten sind im Museum Monrepos, Neuwied, präsentiert und sollen auch in der neuen archäologischen Ausstellung des Landesmuseums Koblenz mit Beispielen gezeigt werden.

Zusammenfassung

Tierfährten sind eine relativ seltene Fundgattung der pleistozänen Paläontologie. Umso wichtiger sind daher die Untersuchungen im Südwesten des mittelrheinischen Neuwieder Beckens bei Mertloch, wo 1993–1999 zahlreiche sehr gut erhaltene Tierfährten des Spätpleistozäns entdeckt werden konnten. Hier waren auf einem Aschenhorizont des gegen Ende des Allerød-Interstadials vor rd. 10.966 Jahren cal BC eruptierten Laacher See-Vulkans Fährten verschiedener Tierarten dokumentiert worden: Neben dem häufigen Auerwild (*Tetrao urogallus*) sind eine Rothirschkuh mit ihrem Kalb (*Cervus elaphus*), zwei Braunbären (*Ursus arctos*) und vor allem Pferde (*Equus ferus*), einschließlich Fohlen, belegt. Die Beschreibung der Fährten der Pferde, die trotz der nachhaltig geänderten Umweltverhätnisse – von der trocken-kalten Lößsteppe zu den Waldbiotopen des Allerøds – am Mittelrhein noch reichlich vertreten waren, stehen im Mittelpunkt dieser Darstellung. Zudem erlauben die geringen Größen der Fohlentrittsiegel eine Einordnung der Laacher See-Eruption in den Bereich Spätfrühling / Frühsommer.

Danksagung

Zunächst möchte ich mich bei Herrn Dr. R. Hutterer, Museum Koenig, Bonn, für die Einladung bedanken, mich an der Festschrift für Prof. Dr. G. Nobis zu beteiligen, der ich gerne nachgekommen bin. Zu Beginn meines Studiums in Köln konnte ich dort noch an einer Vorlesung von Prof. Nobis teilnehmen. Weiterhin ist besonders den Kollegen der Archäologischen Denkmalpflege, Amt Koblenz (Hauptkonservator Dr. H.-H. Wegner, Konservator Dr. A. von Berg und Grabungstechniker R. Eggers), zu danken, in deren Auftrag und enger Zusammenarbeit die Geländeuntersuchungen in Mertloch durchgeführt wurden. Dies war aber auch nur möglich, da ich im Rahmen des DFG Sonderforschungsprogramms „Wandel der Geo-Biosphäre während der letzten 15.000 Jahre“ (Koordination: Prof. Dr. W. Andres, Frankfurt am Main) in Neuwied-Monrepos beschäftigt werden konnte. Herrn Prof. Dr. G. Bosinski, Neuwied-Monrepos und Generaldirektor Dr. K. Weidemann, RGZM, bin ich für ihr stetiges Interesse und die Unterstützung meiner archäologischen und paläontologischen Arbeiten im Zusammenhang mit dem Laacher See-Vulkanismus besonders verbunden.

Für Unterstützung bei der experimentellen Fährtenaufnahme von Pferden in der Wilhelma in Stuttgart im Oktober 1997 möchte ich mich bei Herrn Dr. L. Plasa und besonders Tierpflegerin S. Scharpf herzlich bedanken. Weiterhin möchte ich mich bei Frau Dipl. biol. D. Groß, Kirchsahr, und Frau B. Patan, Institut für Veterinär-Anatomie FU Berlin, bedanken, die mir Informationen zu rezenten Pferdefährten und Hufdurchmessern gaben, die die Interpretation der fossilen Pferdefährten in Mertloch ermöglichten. Herrn Dr. J. Merkt (Niedersächsisches Landesamt für Bodenforschung, Hannover), danke ich für Literaturhinweise zur jahreszeitlichen Einordnung der Laacher See-Eruption.

Besonderen Dank aber schulde ich noch den zahlreichen studentischen Ausgräberinnen und Ausgräbern aus vielen Teilen Deutschlands und Europas sowie Grabungstechniker U. Seipoldt und weiteren Mitarbeitern (im Rahmen von AB-Maßnahmen des Arbeitsamtes Neuwied) von

Neuwied-Monrepos, die bei der Freilegung und Dokumentation der Fährten tatkräftig mitgearbeitet haben.

Den Zeichnerinnen A. Hidien-Schlachter (früher Monrepos) sowie G. Rutkowski, Monrepos, verdanke ich sämtliche Zeichnungen dieser Arbeit; vor allem die Trittsiegelumzeichnungen waren eine sehr aufwendige Arbeit.

Literatur

Baales, M. & A. von Berg (1997): Tierfährten in der allerødzeitlichen Vulkanasche des Laacher See-Vulkans bei Mertloch, Kreis Mayen-Koblenz. – Archäologisches Korrespondenzblatt 27: 1–12.

Baales, M. & A. von Berg (1999): Völlig unerwartet: Tierfährten von Pferden, Braunbären, Rot- und Auerwild in Ablagerungen des allerødzeitlichen Laacher See-Vulkans (ca. 12.9 ky cal BP) bei Mertloch (Kr. Mayen-Koblenz, Neuwieder Becken, Rheinland-Pfalz, Deutschland). – Tier und Museum 6: 68–74.

Berg, A. von (1994): Lebensspuren in der quartären Vulkanasche der Osteifel bei Mertloch, Kr. Mayen-Koblenz. – Archäologie in Deutschland 1/1994: 50–51.

Berg, A. von (1995): Mertloch. – In: G. Bosinski, M. Street & M. Baales (Hrsg.): The Palaeolithic and Mesolithic of the Rhineland. Quaternary Field Trips in Central Europe 15, Vol. 2 (W. Schirmer [Hrsg.]). 14. INQUA-Kongreß Berlin 1995. München, 934.

Berg, A. von (1996): Einblick in neolithisches Bestattungswesen. – Archäologie in Deutschland 2/1996: 50.

Berger, J. (1986): Wild horses of the Great Basin. Social competition and population size. Wildlife behavior and ecology. – Chicaco & London.

Jöris, O. & B. Weninger (2000): 14C-Alterskalibration und die absolute Chronologie des Spätglazials. – Archäologisches Korrespondenzblatt 30: 461–471.

Koenigswald, W. von (Hrsg. 1995): Eiszeitliche Tierfährten aus Bottrop-Welheim. – Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Band 27. München.

Koenigswald, W. von, M. Walders & M. Sander (1995): Jungpleistozäne Tierfährten aus der Emscher-Niederterrasse von Bottrop-Welheim. – In: W. von Koenigswald (Hrsg.): Eiszeitliche Tierfährten aus Bottrop-Welheim. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A, Band 27: 5–50. München.

Merkt, J. (unveröff.): Der Laacher See-Tuff in den Seeablagerungen. Manuskript.

Merkt, J. & H. Müller (1999): Varve chronology and palynology of the Lateglacial in Northwest Germany from lacustrine sediments of Hämelsee in Lower Saxony. – Quaternary International 61: 41-59.

Nobis, G. (1971): Vom Wildpferd zum Hauspferd. Studien zur Phylogenie pleistozäner Equiden Eurasiens und das Domestikationsproblem unserer Hauspferde. – Fundamenta B/6. Köln & Wien.

Nobis, G. (1973): Welche Aussagen gestatten die Wildpferde von Feldkirchen-Gönnersdorf (Stadt Neuwied) auf die Frage nach dem Wildahn unserer Hauspferde? – In: J. Matolcsi (Hrsg.): Domestikationsforschung und Geschichte der Haustiere. Kolloquium Budapest 1971. Budapest: 97–107.

Nobis, G. (1992): Die Geschichte des Pferdes – seine Evolution und Domestikation. – In: P. Thein (Red.): Handbuch Pferd. Zucht, Haltung, Ausbildung, Sport, Medizin, Recht. München & Wien: 9–26.

Poplin, F. (1976): Les grands vertébrés de Gönnersdorf. Fouilles 1968. – Der Magdalénien-Fundplatz Gönnersdorf 2. Wiesbaden.

Schmincke, H.-U., C. Park & E. Harms (1999): Evolution and environmental impacts of the eruption of Laacher See Volcano (Germany) 12 900 a BP. – Quaternary International 61: 61–72.

Street, M. (1993): Analysis of Late Palaeolithic and Mesolithic Faunal Assemblages in the Northern Rhineland, Germany. – Dissertation Birmingham.

Street, M. (1997): Faunal succession and human subsistence in the Northern Rhineland 13,000–9,000 BP. – In: J.-P. Fagnart & A. Thévenin (Hrsg.): Le tardiglaciaire en Europe du Nord-Ouest. Actes du 119e Congrès national des sociétés historiques et scientifiques, Amiens 1994. Paris: 545–567.

Street, M. & M. Baales (1997): Les groupes à *Federmesser* de l'Allerød en Rhénanie centrale (Allemagne). – Bulletin de la Société Préhistorique Française 94: 373–386.

Street, M. & M. Baales (1999): Pleistocene/ Holocene changes in the Rhineland fauna in a northwest European context. – In: N. Benecke (Hrsg.): The Holocene History of the European Vertebrate Fauna. Modern Aspects of Research. Workshop Berlin 1998. Archäologie in Eurasien 6. Rahden: 9–38.

Waldmann, G., O. Jöris & M. Baales (2001): Nach der Flut. Ein spätallerødzeitlicher Rückenspitzen-Fundplatz bei Bad Breisig. Archäologisches Korrespondenzblatt 31: 173–184.

Zolitschka, B. (1988): Spätquartäre Sedimentationsgeschichte des Meerfelder Maares (Westeifel) – Mikrostratigraphie jahreszeitlich geschichteter Seesedimente. – Eiszeitalter und Gegenwart 38: 87–93.

Dr. Michael Baales, Westfälisches Museum für Archäologie / Landesmuseum und Amt für Bodendenkmalpflege, Außenstelle Olpe, In der Wüste 4, D-57462 Olpe.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 135–142	Bonn, Dezember 2002

Pferdereste aus einer spätlatènezeitlichen Opfergrube bei Inden, NW-Deutschland

Hubert Berke

Abstract. During the recent excavations in Inden, NW-Germany, some important horse bones were found in a ceremonial pit of the late Latène period. The metapodials show the proportions of a robust front leg in contrary to the very slender back. This may be the result of the quite big skull, so far the second known in Germany from this time, belonging to a female horse of about 134 cm shoulder height.

Key words. Iron age, Horse, Germany.

Einleitung

Im Vorfeld der rheinischen Braunkohletagebaue bieten sich einmalige Möglichkeiten zu siedlungsarchäologischen Untersuchungen großen Stils, die vom Neolithikum bis in das Mittelalter reichen (Koschik 1990). Ergänzend zur amtlichen Bodendenkmalpflege initiierte der Kölner Prähistoriker Wolfgang Taute ein Projekt zur Erfassung von Feuchtböden im Tagebau Inden, das durch die Stiftung zur Förderung der Archäologie im rheinischen Braunkohlenrevier realisiert werden konnte (Nehren 1995, Nehren im Druck). Neben umfangreichen Prospektionsmaßnahmen wurden einige kleinere Sondagen durchgeführt.

Als mir vor einigen Jahren daraus einige kleine Inventare von bronze- und eisenzeitlichen Knochen aus dem Indetal (Berke im Druck) vorgelegt wurden, war dies schon eine kleine Sensation, waren es doch neben den von Nobis (Nobis 1973, 1976, 1979) publizierten Funden die einzigen aus der nördlichen Hälfte Deutschlands.

Wie schon bei den ersten Funden aus dem Indetal postuliert (Berke im Druck), liegt in diesem Bereich erstmals ein größerer Fundkomplex aus der Latènezeit des nördlichen Deutschland vor, der durch relativ gut erhaltene Knochenfunde eine bessere Beurteilung der Wirtschaftsform erlaubt, als dies bisher möglich war.

In Fortführung des Feuchtbodenprojekts entstand 1998 ein Forschungsprojekt des Kölner Instituts für Ur- und Frühgeschichte, das sich der bronze- und eisenzeitlichen Besiedlung des Indetals widmet.

In den Jahren 1999 bis 2000 untersuchten Bodendenkmalpfleger und das Kölner Universitätsinstitut gemeinsam eine direkt an der Abbaukante des Tagebaus Inden gelegene, größere metallzeitliche Siedlung (Päffgen & Wendt 2000). Am Rand des Untersuchungsareals wurde gegen Abschluss der Kampagne ein großer Grubenkomplex der späten Latènezeit entdeckt. In dieser Grube, die analog zu innergallischen Befunden kultisch gedeutet werden kann, fanden sich neben Keramikresten die Fragmente von blauen Glasarmringen, tönerne Schleuderkugeln, ein eisernes Klappmesser sowie andere Metallgegenstände. Aufsehenerregend waren der Fund einer menschlichen Schädelkalotte und ein deponierter Pferdeschädel, der blockweise geborgen wurde (Päffgen & Wendt im Druck). Solche Befunde kannte man bisher für die Eburonen noch nicht (Joachim 2000).

Die besonderen Pferdereste aus der Opfergrube sollen detailliert vorgestellt werden, da hier neben Manching (Boessneck et al. 1971) der zweite vollständige latènezeitliche Pferdeschädel geborgen werden konnte, der aus Deutschland bekannt ist. Die vollständige Auswertung, auch der anderen Befunde, wird zusammen mit der Archäologie an anderer Stelle publiziert werden.

Die Knochen

Aus der Grube konnten insgesamt 473 Knochen geborgen werden, mit einem Gesamtgewicht von 4572 g. Davon waren 361 (76,3 %) Splitter, die jedoch mit einem Mittelwert von 0,8 g/Splitter nur 6,7 % des Gewichtes ausmachen. Häufig waren diese Splitter neu von den bestimmbaren Knochen bei der Bergung oder Präparation abgebrochen, so dass bei der weiteren Betrachtung der Fundzusammensetzung von den 114 bestimmbaren Knochen mit einem Gewicht von 4266 g ausgegangen wird. Die Pferdeknochen dominieren nach Gewicht deutlich (Tab. 1), da sie überwiegend in unzerschlagenem Zustand vorliegen, im Gegensatz zu den Knochen anderer Arten. Bei ihnen handelt es sich überwiegend um Küchenabfall, abgesehen von dem Fragment eines menschlichen Schädels.

Tabelle 1: Inden 99/148, Verteilung der Knochen über die Tierarten.

Tierart	Anzahl N	Anzahl %	Gewicht G	Gewicht %
Pferd	15	13,4	2376	55,6
Rind	49	43,7	1275	29,8
Schaf	2	1,8	59	1,3
Schaf oder Ziege	18	14,3	102	2,4
Ziege	3	2,6	32	0,7
(Schafe – Ziegen gesamt)	21	18,7	193	4,5)
Schwein	17	15,1	263	6,1
Hund	1	0,9	11	0,2
Reh	1	0,9	14	0,3
Wildschwein	1	0,9	48	1,1
Laubfrosch	6	5,3	1	0,1
Mensch	1	0,9	85	2,0
Bestimmbare gesamt	114		4266	
Splitter	361		306	

Beschreibung der Pferdeknochen

Neben einem vollständigen Schädel und einem Unterkieferfragment stammen noch weitere 13 Knochen vom Pferd. Diese 15 Knochen (13,5 %) sind teilweise sehr großstückig oder vollständig, daher ist der Gewichtsanteil mit 56,8 % (2376 g) sehr hoch. Die vorgefundenen Knochen stammen von mindestens zwei sehr kleinen Pferden, wobei jedoch die meisten von einem Individuum stammen.

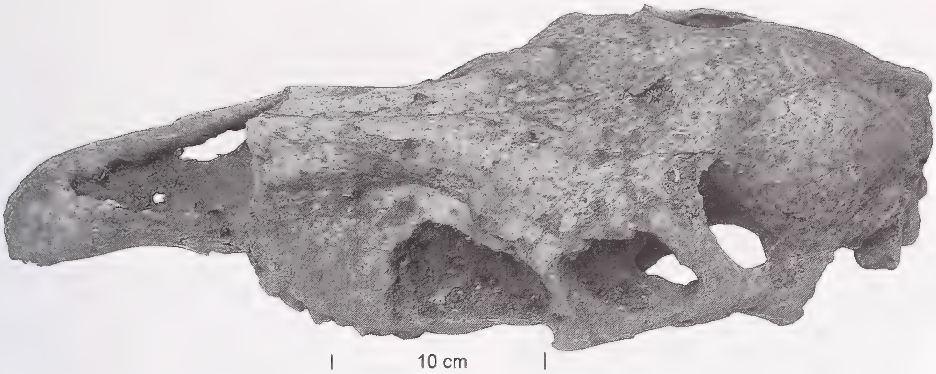


Abb. 1: Inden 99/148, Pferdeschädel, linke Seite.

Der Pferdeschädel

Als Besonderheit wurde ein fast vollständiger Schädel eines Pferdes (Abb. 1) gefunden und in eingegipstem Zustand geborgen. Bei der sukzessiven Freilegung und Härtung konnten dadurch glücklicherweise noch eine Reihe von Maßen abgenommen werden (Tab. 2).

Es handelt sich um einen Oberschädel eines sehr alten weiblichen Tieres. Auf der rechten Seite sind lediglich P^4 und M^1, auf der linken P^2 bis M^1 erhalten. Alle anderen Backenzähne sind in vivo ausgefallen, die Alveolen sind sekundär mit Knochen verfüllt. Alle sechs verbliebenen Zähne sind extrem ausgehöhlt, so dass nur Reste der Schmelzfalten zu erkennen sind (Abb. 2).

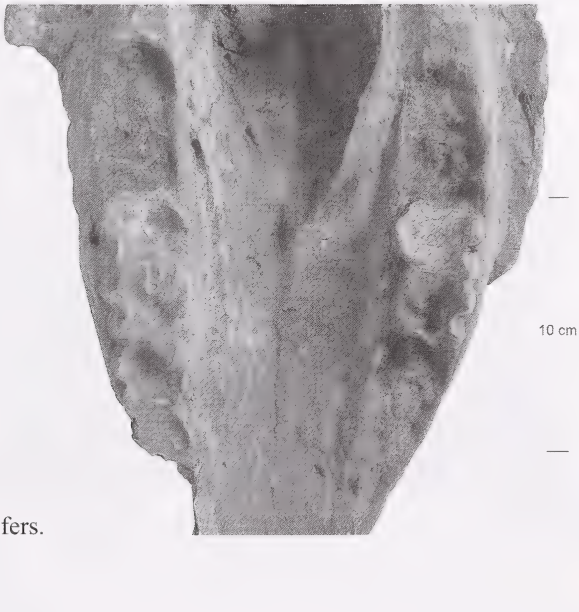


Abb. 2: Inden 99/148,
Zähne und Alveolen des Pferdeberkiefers.

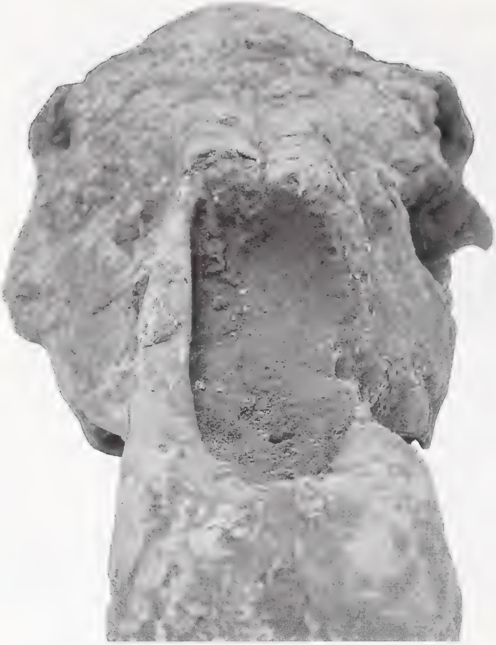


Abb. 3: Inden 99/148, Ansicht des Pferdeschädels von vorne mit gewölbten Nasalen und Schlagspur.

Durch die Lagerung im Boden ist der Schädel im Bereich der Canales infraorbitales in Längsrichtung des Schädels gestaucht, so dass der Knochen sich teilweise über das Nasale hochgeschoben hat. Die erhaltenen Teile der Nasale lassen jedoch eine natürliche Aufwölbung erkennen, das Tier hatte also einen „Ramskopf“ (Abb. 3).

Vor der linken Orbita fehlt ein Teil des Oberkieferknochens. Hier handelt es sich um eine pathologische Veränderung, da offensichtlich durch das Ausfallen von M^2 und M^3 eine Entzündung in den Alveolen entstanden war, die durch einen starken Abszess zur Reduktion des Knochens in diesem Teil geführt hat (Abb. 1, Mitte).

Die oralen Enden der Nasale fehlen, dies ist sicherlich auf einen Schlag mit einem scharfen Gegenstand zurückzuführen, der auf der rechten Seite den Incisivknochen erreichte (Abb. 3). Weitere Verletzungen des Schädels sind nicht zu erkennen.

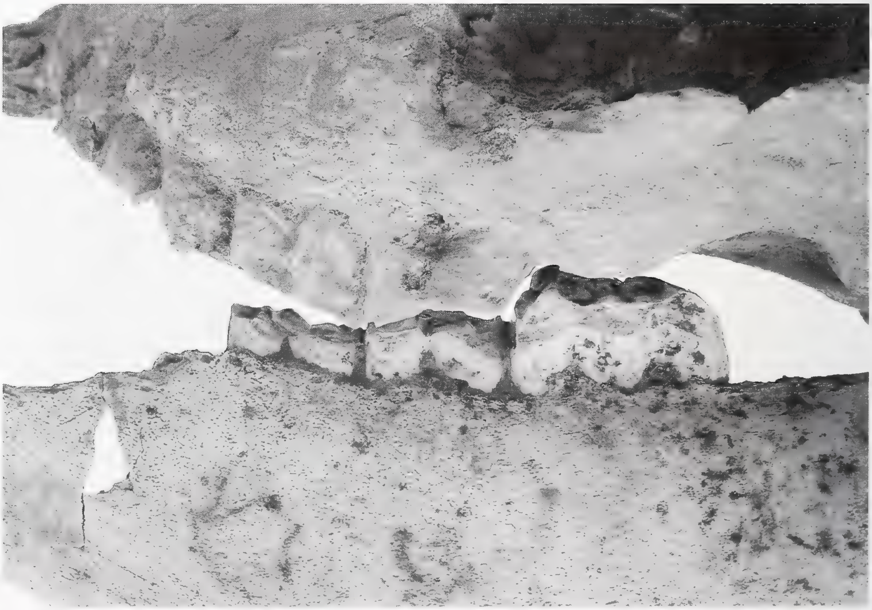


Abb. 4: Inden 99/148, Pferdeschädel und linker Unterkiefer.

Die Incisivi sind nicht vorhanden, offensichtlich sind die Alveolen jedoch offen.

An dem dazu passenden linken Unterkiefer sind die drei Molaren erhalten, wobei der M_3 entsprechend geringer abgekaut ist, da der artikulierende Oberkieferzahn bereits ausgefallen war. M_1 und M_2 sind ebenfalls völlig ausgehöhlt. Hier zeigt sich auch eine Fehlstellung des Unterkiefers, da der Vorderrand des M_3 mit dem Hinterrand des M_1 artikuliert (Abb. 4).

Der Schädel ist insgesamt etwas kleiner als der in Manching gefundene. Hier ist jedoch zu berücksichtigen, dass es sich um eine alte Stute handelt, während es sich in Manching um einen 5-6-jährigen Hengst handelt (Boessneck et al. 1971, 14).
Ein weiterer, stark ausgehöhlter Zahn stammt ebenfalls von diesem Tier, sowie vermutlich alle größeren Knochen.

Teile des postcranialen Skeletts

An einer Tibia (Abb. 5) finden sich die Spuren einer verheilten Verletzung in Form einer Knochenwucherung. Das isolierte distale Fragment eines Metapodiums, vermutlich Metacarpus, ist teilweise verbrannt. Dieser Knochen gehört zu einem anderen Individuum.

Zwei vollständige Knochen, ein Metacarpus und ein Metatarsus (Abb. 6), erlauben die Größenrekonstruktion von 133 und 135 cm Schulterhöhe (May 1985). Diese Maße liegen eng beieinander und können durchaus von einem Tier stammen, doch zeigt der Längen-Breiten-Index (Tab. 3) einen deutlichen Unterschied: Der Metatarsus ist mit einem Index von 10,2 sehr schlank, dagegen der Metacarpus (Index

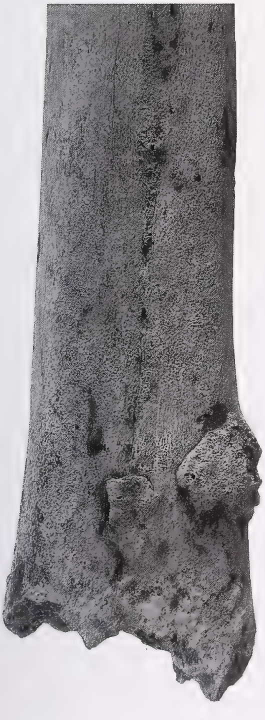
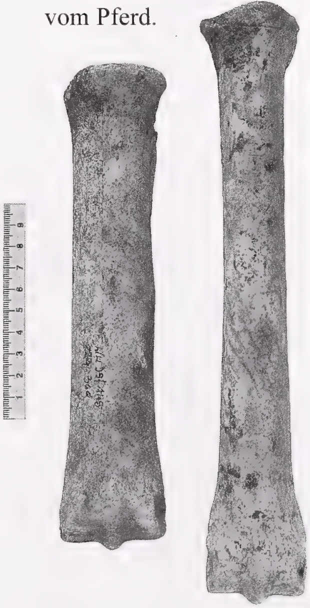


Abb. 5: Inden 99/148, Tibiafragment mit Knochenwucherung.

Abb. 6: Inden 99/148, Metacarpus und Metatarsus vom Pferd.



17,0) extrem breit. Damit finden sich diese beiden Knochen jeweils am extremen Ende vergleichbarer Funde: Manching Mc 12,7-16,3 und Mt 9,4-12,7. (Boessneck et al. 1971).

Alle weiteren Knochen fügen sich gut in diesen Rahmen ein. Im Vergleich zu anderen Fundstellen der gleichen Zeit aus Süddeutschland (Braun-Schmidt 1983, Moser 1986, Boessneck et al. 1971) sind diese Größen jedoch als normal anzusehen.

Interpretation

Im Vergleich zu heutigen Pferden kommt nur ein Isländerpony in Frage, das ebenfalls einen im Verhältnis kräftigen Kopf und eine starke Vorderextremität aufweist und schlanke Hinterläufe.

Leider liegen von den Pferdeskeletten aus Vertault in Frankreich (Méniel & Jouin 2000) keine Maßlisten vor, die eine solche Annahme erhärten könnten. Für eine

Tabelle 2: Inden 99/148. Maße des Pferdeschädels (mm) im Vergleich zu Funden aus Süddeutschland.

Schädel	Inden	Manching	Heuneburg	Altenburg-Rh.
Profillänge	(474)			
Condylobasallänge	(468)	510		
Basallänge	(443)	485		
Kleine Schädellänge	317	356		
Basion – Crista facialis	258			
Crista facialis – Prosthion	201	231		
Kleine laterale Gesichtslänge	282	312		
Hirnschalenlänge	162	183	180	
Dentallänge	266	296		
Laterale Länge des Incisivum	158			
Länge Diasthema	99,0	95		
Länge Backzahnreihe, alv.	137,2	167		
Länge der Molarreihe, alv.	74,3	78	79	
Länge der Prämolarreihe, alv.	70,6	91		
Innenlänge Orbita	63,5	67	64	
Innenhöhe Orbita	43,0			
Größte Mastoidbreite	115	114,5	115,5	
Größte Breite über Condyli occ.	81,5	81	78,5	75,5
Größte Breite des Foramen magnum	33,6	(33)	34	33
Höhe des Foramen magnum	35,1	38	36,5	40,5
Größte Hirnschädelbreite	113,2	110	108,5	
Stimenge	87,3	89	88,5	
Kleinste Breite zwischen Orbitae	(146)			
Größte Schnauzenbreite, alv.	62,3	(69)		
Kleinste Breite Diasthema	49,1	40		
Basionhöhe	(117)	107	106	97,5
Unterkiefer zu Schädel:				
M3 – Gonion caudale	112,8			
Länge der Molarreihe, alv.	76,3			
M3 (Länge * Breite)	33,4 * 13,2			
Höhe hinter M3	84,1			
Höhe vor M1	56,2			

Tabelle 3: Inden 99/148. Maße an Knochen des postcranialen Skeletts (mm).

Metacarpus 366:	GL: 215.1 GLI: 213,4 LI: 208,6 KD: 36,7 Bd: 47,2 Index: 17.0 (WRH: 133,5)
Metapodium 314 (Mc?):	Bd: 43,2
Femur links 170:	TC: 46,6 KD: (36)
Tibia rechts 330:	KD: 34.0
Tibia links 381:	KD: 37,5 Bd: 63,4 Td: 38,6
Metatarsus links 253:	GL: 261,1 GLI: 258,1 LI: 254,2 Bo: 41,0 KD: 26,8 Bd: 44,8 Index: 10,2 (WRH: 135,5)

starke Belastung der Vorhand spricht auch eine Verbreiterung des Metacarpus im mittleren Diaphysenbereich (Abb. 6).

Dieses kleine geschlossene Inventar aus Inden beinhaltet neben den beschriebenen Besonderheiten auch Siedlungsabfall in Form von Knochensplittern, die als Küchenreste angesprochen werden können und sicherlich bei der Verfüllung der Grube hineingeraten sind.

Danksagung

Ich bedanke mich bei den Ausgräbern R. Nehren und P. Wendt für die Überlassung der Funde und besonders D. Päffgen für die Informationen zu den Ausgrabungen und dem archäologischen Kontext.

Literatur

Berke, H. (im Druck): Metallzeitliche Faunenreste aus dem Indetal. Die Knochenreste der jüngeren Bronzezeit. Die Knochenreste der eisenzeitlichen Fundkomplexe. – In: Nehren, R. Archäologische Talauenforschungen. Ergebnisse eines Prospektionsprojektes des Instituts für Ur- und Frühgeschichte der Universität Köln (Rheinische Ausgrabungen 52).

Boessneck, J., A. von den Driesch, U. Meyer-Lemppenau & E. Wechsler-von Ohlen (1971): Die Tierknochenfunde aus dem Oppidum von Manching. – Die Ausgrabungen in Manching 6. Wiesbaden.

Braun-Schmidt, A. (1983): Tierknochenfunde von der Heuneburg, einem frühkeltischen Herrensitz bei Hundersingen an der Donau. Stratigraphie, Nichtwiederkäuer ohne die Schweine. – München.

Joachim, H. E. (2000): Die Eburonen – Historisches und Archäologisches zu einem ausgerotteten Volksstamm caesarischer Zeit. – In: Jülich, Stadt – Territorium – Geschichte. Festschrift zum 75jährigen Jubiläum des Jülicher Geschichtsvereins 1923 e.V. Jülicher Geschichtsblätter/Jahrbuch des Jülicher Geschichtsvereins 67/689: 157–170.

Koschik, H. (1990): Vor der archäologischen Wüste – Bodendenkmalpflege in der Kulturlandschaft des Rheinischen Braunkohlereviers. – Kölner Jahrbuch für Vor- und Frühgeschichte 23: 679ff.

May, E. (1985): Widerristhöhe und Langknochenmaße bei Pferden – ein immer noch aktuelles Problem. – Z. Säugetierk.: 368–382.

Méniel, P. & M. Jouin (2000): Les inhumations d'animaux de Vertault (Côte-d'Or, début de notre ère). – In: Bodson, L. ed., Les animaux que l'homme choisit d'inhumer. Contribution à l'étude de la place et du rôle de l'animal dans les rites funeraires. Journée d'étude, Université de Liège, 20 mars 1999 (Liège 2000): 65–91.

Moser, B. (1986): Die Tierknochenfunde aus dem latènezeitlichen Oppidum von Altenburg-Rheinau. I. Charakterisierung des Fundgutes, Pferd, Hund, Hausgeflügel und Wildtiere. – München.

Nehren, R. (1995): Prähistorisches aus dem Tal. Kölner Projekt im Tagebau Inden. – Archäologie im Rheinland 1994: 38–40.

Nehren, R. (im Druck): Archäologische Talauenforschungen. Ergebnisse eines Prospektionsprojektes des Instituts für Ur- und Frühgeschichte der Universität Köln. – Rheinische Ausgrabungen 52 (2001).

Nobis, G. (1973): Tierreste aus einer Siedlung der vorrömischen Eisenzeit bei Sünninghausen (Kr. Beckum – Westfalen). – Bodenaltertümer Westfalens (Münster) 13: 143–173.

Nobis, G. (1976): Tierknochenfunde aus der späthallstattzeitlichen Siedlung bei Bergheim. – Rheinische Ausgrabungen 17: 186 ff.

Nobis, G. (1979): Die Tierreste aus Mechernich-Antweiler, Kreis Euskirchen. – Bonner Jahrb. 179: 458 ff.

Päffgen, B. & P. Wendt (2000): Bagger und Bronzezeit – Landschaftsarchäologie und Lehrgrabung im Rheinischen Braunkohlerevier. – Kölner Universitätsjournal 1: 66–67.

Päffgen, B. & P. Wendt (im Druck): Ein spätlatènezeitlicher Opferplatz der Eburonen bei Inden. – Archäologie im Rheinland 2000 (Köln-Bonn 2001).

Hubert Berke, Henneckenbruch 1, D-51709 Marienheide

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 143–182	Bonn, Dezember 2002

Horse, reindeer and bison hunters at Solutré: an archaeozoological analysis of a Magdalenian bone assemblage

Elaine Turner

Abstract. The site at the base of the Roche de Solutré is the most famous prehistoric locality in Burgundy, France. Excavations at Solutré have revealed five cultural levels (Mousterian, Aurignacian, Gravettian, Solutrean and Magdalenian) in the thick deposits preserved at this site, reflecting repeated use of the locality from the Middle Palaeolithic through to the end of the Upper Palaeolithic. Solutré has been interpreted as a site where mainly horses were hunted, killed and processed. In this paper, data collected during an examination of faunal remains from Magdalenian deposits in sector P16 at Solutré are presented. The paper focuses on skeletal part representation, age-structures, sexual demography, season of death and traces of modification in the form of cut marks, impact notches and carnivore gnawing of the horse, reindeer and bison remains. The results of the analyses support the theory that the Magdalenians hunted mainly horses at Solutré, but also show that they took relatively high numbers of reindeer and bison. Time of death of horses, reindeer and bison suggests that the site was probably used at varying times of the year, and that groups of juvenile reindeer and juvenile bison were possibly hunted on a seasonal basis. One of the characteristics of the faunal assemblage is the low number of humanly modified bones and the comparatively high number of bones gnawed by carnivores.

Key words. Magdalenian, kill-site, archaeozoology, horse, reindeer, bison, France.

Introduction

The site at the base of the Roche de Solutré is, without a doubt, the most famous prehistoric locality in Burgundy, France. Discovered on the 27th September 1866 by Adrien Arcelin, excavations at Solutré have revealed five cultural levels (Mousterian, Aurignacian, Gravettian, Solutrean and Magdalenian) in the thick deposits preserved at this site (Combier 1956, 1976), reflecting repeated use of the locality from the Middle Palaeolithic through to the end of the Upper Palaeolithic. During these periods, the domination of horses in the faunas has earned Solutré a reputation as the "best example of a large game kill-site in western Europe." (Olsen 1989: 295).

In 1994, a joint project was arranged between the excavator of the site, Jean Combier, the Service Régionale de l'Archéologie in Dijon and the Römisch-Germanisches Zentralmuseum Mainz, Forschungsinstitut für Vor- und Frühgeschichte, Forschungsbereich Altsteinzeit in Neuwied. The aim of the project was to analyse various aspects of the Magdalenian faunal assemblages from the kill-site of Solutré in order to allow a direct comparison with "horse-dominated" faunas from other Magdalenian sites in Europe (Turner in press).

In this paper, data collected during an examination of faunal remains from Magdalenian deposits in sector P16 at Solutré are presented. The paper focuses on skeletal part representation, age-structures, sexual demography, season of death and traces of modification in the form of cut marks, impact notches and carnivore gnawing of the horse, reindeer and bison remains. The results of the analyses support the theory that the Magdalenians hunted mainly horses at Solutré, but also show that they took relatively high numbers of reindeer and bison. Time of death of horses, reindeer and bison suggests that the site was probably used at varying times of the year, and that groups of juvenile reindeer and juvenile bison were possibly hunted on a seasonal basis. One of the characteristics of the faunal assemblage is the low number of humanly modified bones and the comparatively high number of bones gnawed by carnivores.

The Solutré site

Solutré is located in the "Mâconnais" region of Burgundy, France (fig. 1). The Mâconnais is a small region, some 45 kilometres long by approximately 20 kilometres wide, situated in the southern part of Burgundy in the French department of Saône-et-Loire. The Mâconnais is bordered to the east by the Saône River and to the west by the Mâconnais hills. The "Roche de Solutré" is one of a series of ridges or "cuestas" in the southern part of this region. The cuestas are oriented from east to west and are separated by broad valleys with minor streams. The archaeological site at Solutré is located at the base of the southern face of the "Roche de Solutré" (fig. 1; plate 1).

At the end of the last century, the discoverer and first investigator of the site, Adrien Arcelin, tried to explain the mass of horse bones revealed during his excavations by describing Palaeolithic hunters driving large herds of horses over the edge of the rock (Arcelin 1872/1977). The concept of Solutré as a "jump" site was upheld until the 1950's, when Jean Combier (1956) re-interpreted Solutré as a site to which hunters periodically returned to kill horses which were passing through the valley between Solutré rock and the neighbouring rock of Mont de Pouilly, during their seasonal wanderings from winter grazing grounds in the Saône Valley to summer grazing pastures on the higher land to the west of the site. Systematic excavations undertaken by Combier between 1968 to 1987, and several independent archaeozoological analyses of the faunas recovered during this period – in particular the researches of Berke (1989), Gordon (1988), Levine (1979, 1983) and Olsen (1989, 1995) – not only supported Combier's theory, but also provided insights into hunting practices and butchering activities at Solutré.

At the beginning of the 1990's, the interpretations of these researchers could be summarised as follows: the site was used almost exclusively as a kill-site, at which horses were the most frequently hunted species of large game. Small bands of between 6 to 12 horses were intercepted in the valley below Solutré rock and either driven up against the base of the rock and slaughtered there (Levine 1979) or chased into a corral-like enclosure at the base of the rock and killed (Olsen 1989, 1995). Levine (1979, 1983) reported a low proportion of juvenile horses and a slightly higher proportion of adult horses in her analysis of the age-structure of these animals. Low numbers of juvenile horses were interpreted by Olsen (1989) as possibly resulting from the selective killing of adults and releasing of the young. Olsen also noted the vast numbers of individual horses, many articulated horse bones, scarcity of traces of butchery and lack of evidence of transportation of skeletal elements away from the site, suggesting that large numbers of horses were killed at any one time, and

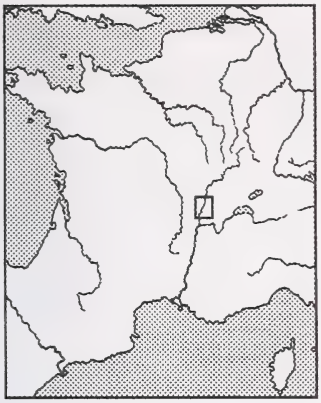
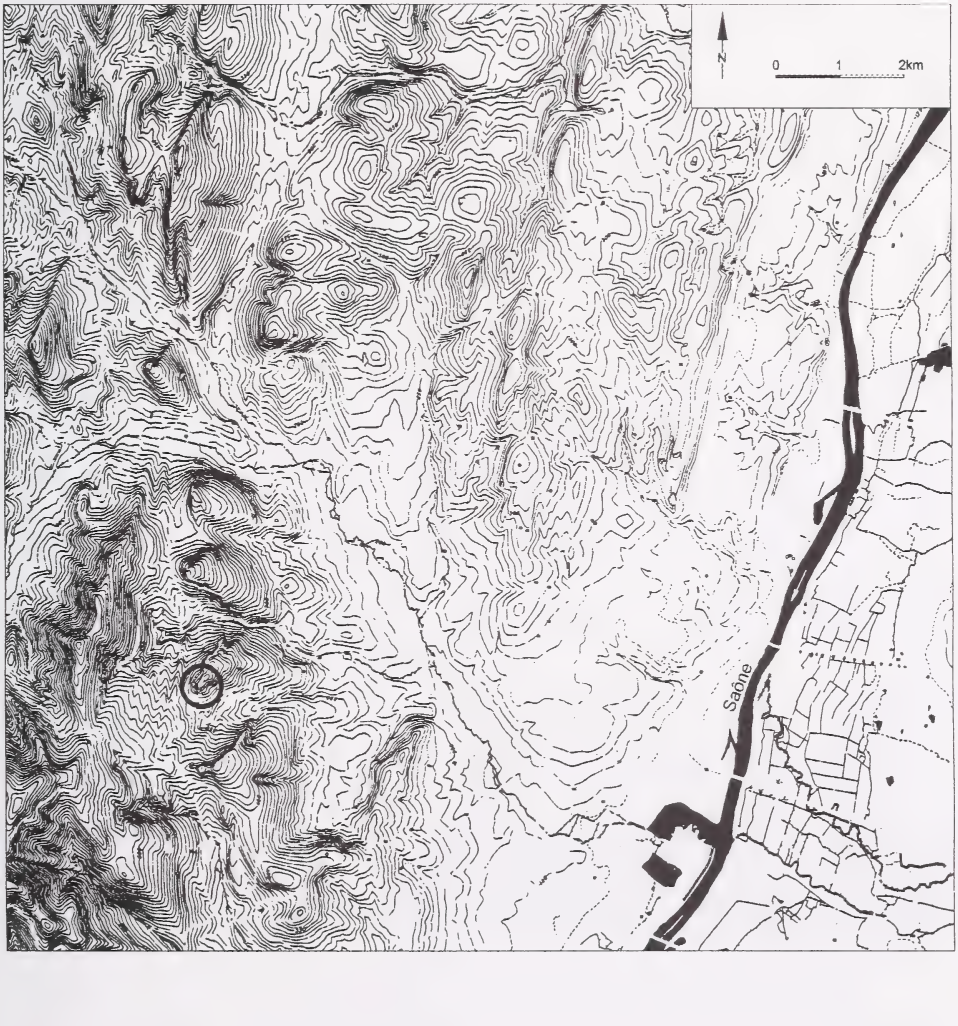


Fig. 1. The location of the the site of Solutré (below) in the Mâconnais region of Burgundy, France (above). The topographical map below shows the valley of the Saône River to the right of the figure and the Mâconnais hills rising to the left. The four cuestas – Mont de Pouilly, Solutré, Vergisson and Montsard – separated by valleys are shown bottom left. The "Roche de Solutré" is marked by a circle.



that their intact carcasses were not fully exploited. Berke (1989) commented on the low numbers of mandibles and portions of the upper rear leg (femurs and patellas) which he interpreted as reflecting the transportation of these flesh-bearing portions of the carcasses of horse to a settlement site elsewhere. He also noted the paucity of evidence for the removal of hides. Seasonal evidence (cementum bands in teeth) showed that horses died at Solutré from spring through to autumn, with the greatest concentration occurring in summer (Olsen 1989). Reindeer were hunted at Solutré in winter and in spring (Gordon 1988). In comparison to horse, the remains of reindeer showed more intensive traces of butchery indicative of full utilisation of reindeer carcasses, possibly because fewer individuals of reindeer were killed: bison remains were only occasionally mentioned, due to their rarity or absence at the site (Olsen 1989).

The sector P16 site

The series of excavations at Solutré organized and led by Jean Combier began in 1968. In that year P16 was opened for the first time for excavation, and investigations continued intermittantly in sector P16 until 1974. Sector P16 is located in the

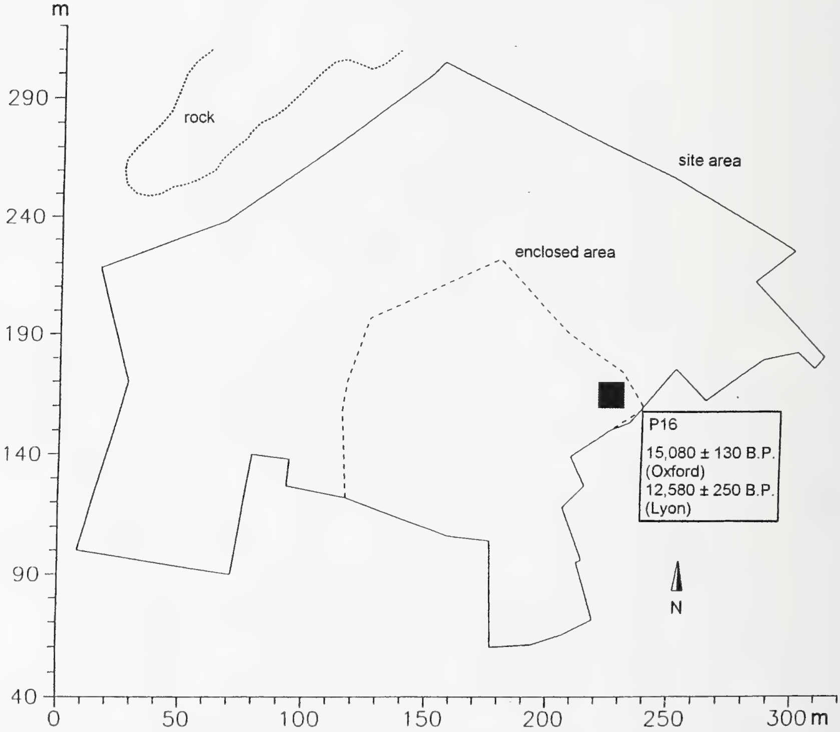


Fig. 2. Location of the sector P16 site at Solutré. The base of the rock (stippled line) and the site area (the total area investigated since the discovery of the site in 1866) are indicated. Combier concentrated his investigations in the area enclosed today by a security fence (broken line). Sector P16 is situated in the eastern part of the area; Radiocarbon dates are shown in the box.

south-eastern corner of the area enclosed today by a security fence (fig. 2) and altogether a total of 95m2 of this sector were excavated under Combier's supervision, in which finds dating mainly to the Magdalenian period were revealed.

The lithic industry with many backed blades, borers and burins and a bone industry which included a "bâton de commandement" were both attributed to the Final Magdalenian (Combier 1976). A cut-marked tooth of a horse from sector P16 recently yielded a radiocarbon age of 15,080 ± 130 BP (pers. comm. P. Pettitt, Oxford Radiocarbon Accelerator Unit). A first Radiocarbon date of 12,580 ± 250 BP was obtained from a bone from P16 submitted to the Laboratoire de Radiocarbon in Lyon (Delibras et al. 1976).

Documentation and quantification of the bones from sector P16

Faunal remains were classified into two categories during the excavation of sector P16: three-dimensionally recorded finds, which were given an individual catalogue number and drawn on plans, and fragmentary finds which were simply collected and bagged together with only an approximate location within a quadrat. All three-dimensionally recorded finds from sector P16 were examined during the course of this analysis. Bagged finds were sorted through by hand and when bones with cut marks and impact notches or worked bones were found in the bags, these were removed, numbered and stored with the three-dimensionally documented material. Altogether a total of 4,159 numbered bones were recorded during this analysis. These finds include material studied by Berke, Levine and Olsen.

Twenty-six of these bones are fresh in appearance and may represent recent intrusive material. A further 16 bones were reddish in colouration and are possibly a small assemblage of reworked Solutrean faunal remains observed during excavation and mentioned in earlier site reports. The remaining 4,133 faunal remains represent the Magdalenian fauna from this sector.

Altogether some 4,031 bones and bone fragments could be identified to skeletal element and to specific level. These remains were recorded in a data-set in which basic descriptions were given based on the skeletal element, portion and segment system of Gifford & Crader (1977). Additional attributes included, where applicable, side of the body and epiphyseal fusion. Bone modifications, including cut marks, impact notches, traces of carnivore gnawing, and charring were also noted. Basic data recorded on remains identifiable to a species are summarised in table 1.

Horse dominates the fauna and 3,577 bones (88.7 %) were identified to this species. Other species such as reindeer (6.6 %), bison (3.5 %), wolf (3.5 %), wolverine (0.09 %) and fox (0.17 %) are present.

Horse remains comprise a minimum number of 2,672 skeletal elements. The highest minimum number of individuals for this species – 45 – was counted on acetabular portions of pelves from the right side of the body. A much lower quantity of remains was identified as reindeer, comprising a total of 271 finds and a minimum of 216 elements. At least nine individuals of reindeer were counted on the left astragali. Large bovids, identified by morphological criteria as bison, were represented by only 142 finds and a minimum of 119 elements. Five individuals of bison, counted on the left metacarpals, are present. A total of 30 finds from at least two individuals could be attributed to the wolf. Four bones were attributed to the

Table 1. Basic data for faunal remains from sector P16 identifiable to a species. NISP = number of specimens identifiable to species; MNE = minimum number of elements; MNI = minimum number of individuals.

Species	NISP	MNE	MNI	carnivore gnawing	cut marks	impact notches	bone/antler tools	charred bone
horse	3577	2672	45	262	70	44	3	2
reindeer	271	216	9	18	10	2	8	2
bison	142	119	5	20	2	6	0	0
wolf	30	30	2	5	1	0	0	0
wolverine	4	3	1	0	0	0	0	0
fox	7	7	1	0	0	0	0	0

wolverine and seven to fox. In general, wolverine and fox are characterized by very low numbers of remains and low numbers of individuals, reindeer, bison and wolf by low numbers of remains but relatively high numbers of individuals, and horse by high numbers of remains and high numbers of individuals. Another characteristic of the faunal assemblage is the evidence of only minimal utilisation of remains of horse, reindeer and bison by humans in contrast to the relatively higher number of bones with traces of carnivore gnawing.

Skeletal part representation

When examining the skeletal part representation of the species present at Solutré, we are mainly interested in trying to establish how the Magdalenians utilized animal remains as part of their food procurement strategies. It has long been known that the skeletal representations of animals at Palaeolithic sites simply reflects what has been found during excavation and does not necessarily represent the remains that were actually left behind by the human inhabitants of the site, and changes in skeletal representations can equally result from a number of processes such as gnawing by carnivores, bone weathering and sediment compaction (Binford 1971, Brain 1981, Kreutzer 1992, Lyman 1985, Marean 1991, Marean & Spencer 1991, Marean et al. 1992).

Skeletal part representation and bone density

Processes of bone destruction are density-mediated – in other words a solid, "robust" type of bone has a better chance of survival than a fragile one, a phenomenon termed "differential preservation". Thus a dominance of high-density elements in a faunal assemblage is a good indicator that the assemblage has been strongly affected by processes of bone destruction. A simple method of testing for this is to compare counts of teeth and bones in an assemblage, since teeth are generally the most dense elements in the skeleton and are less affected by processes of bone destruction. A total of 766 horse teeth, including 19 tooth fragments, and 2,811 horse bones have been recorded at sector P16. Expressed as percentages, teeth represent 21.4% and bones 78.5% of the total number of horse remains given in table 1 (NISP = 3,577).

The dominance of bone over teeth shows that the assemblage of horse remains from P16 is, in general, a well-preserved corpus of material which has hardly been affected by differential destruction; Levine (1979) came to a similar conclusion about the preservation of bones from this sector. A comparable state of bone preservation was recorded for the remains of bison, where the proportions of teeth/bones are 19.0%/80.9%. For reindeer remains the proportion is slightly lower – 32.1%/67.8% –, but bones are still the dominant skeletal type.

In the left side of figures 3, 5 and 6, the skeletal elements of horse, reindeer and bison are depicted as percentages of the MNI (appendices 1–3: %MNI, column 3). %MNI's were calculated by taking the highest MNI (column 2) for each species (eg: horse MNI 45 = 100%) and reckoning the MNI's of each skeletal element as a percentage of this number. For comparative purposes only major skeletal elements were included in figures 3, 5 and 6.

The percentages given in figure 3 show that practically all skeletal elements of horse are present even if some horse bones are better represented than others, and that

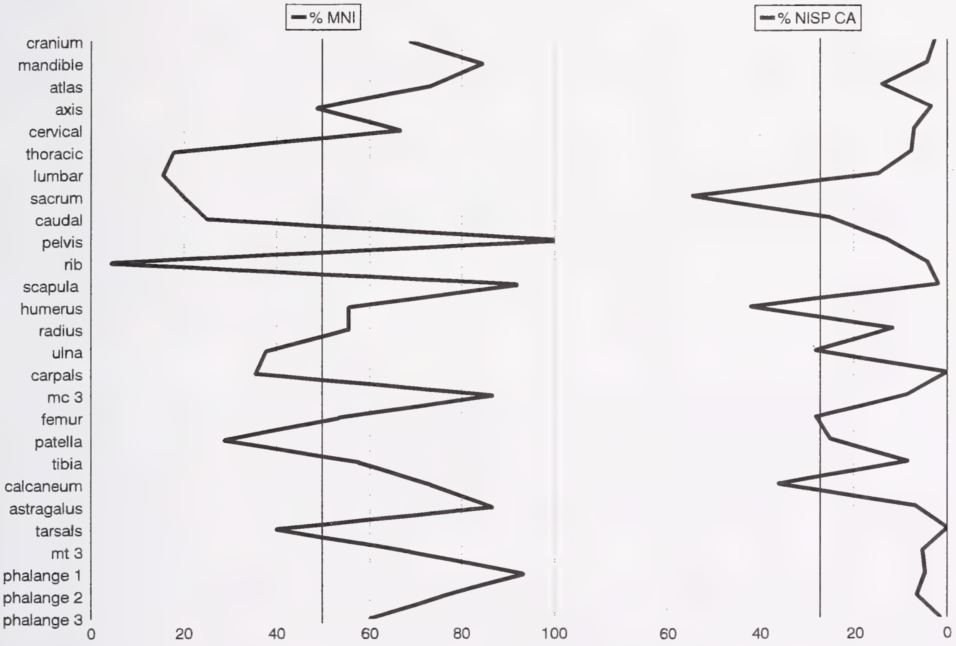


Fig. 3. %MNI (minimum number of individuals) (left) and % NISP CA (carnivore gnawing) (right) of major bones of horse from sector P16. The percentages are taken from columns 3 and 9 in appendix 1 and calculated from counts given in columns 2 and 8.

%MNI's calculated by taking the highest MNI (pelvis MNI 45=100%) and reckoning the percentage MNI's for the remaining skeletal elements from this. % NISP CA expresses the number of bones with carnivore gnawing for each element of the skeleton as a percentage of the total number of bones for each element (NISP). Vertical lines in bold face mark the 50% boundary in both figures; for the % NISP CA the 50% line was calculated from the highest % NISP CA thus: 54.5%÷2=27.2=50%.

the bulk of the horse remains have percentages greater than 50.0%. The highest %MNI was recorded on the pelvis (100.0%), followed by the phalange 1 (93.3%), scapula (91.9%) and the third metacarpal and astragalus (both 86.6%). Relatively high %MNI's were calculated for the cranium, mandible, atlas, cervical vertebra, third metatarsal and phalange 2 and 3. Low %MNI's were counted on axial elements such as thoracic (17.7%), lumbar (15.5%) and caudal vertebra (25.0%), and the sacrum (20.0%), and %MNI's lower than 50% were recorded for small-sized elements such as carpals (35.5%) and tarsals (40.0%).

The ribs and the sesamoids have the lowest %MNI's (4.4%). To some extent, the low %MNI for the ribs is certainly due to the fragility of this bone, as testified by the large number of rib fragments collected during excavation, but not three-dimensionally recorded. According to horse bone density data published recently by Lam et al. (1999), cervical vertebrae are more robust than other elements of the back and tail of the horse (thoracic, lumbar and caudal vertebrae, and the sacrum), which probably explains, to some extent, the extreme differential preservation between these elements depicted in figure 3.

Differences in %MNI representation were noted between the bones of the limbs (eg humerus, radius, femur and tibia) and their skeletal neighbours (scapula, pelvis and metapodials). For example, the %MNI of the femur (53.3%) is almost 50% less than that of its skeletal neighbour, the pelvis (100%). A similar pattern of differen-

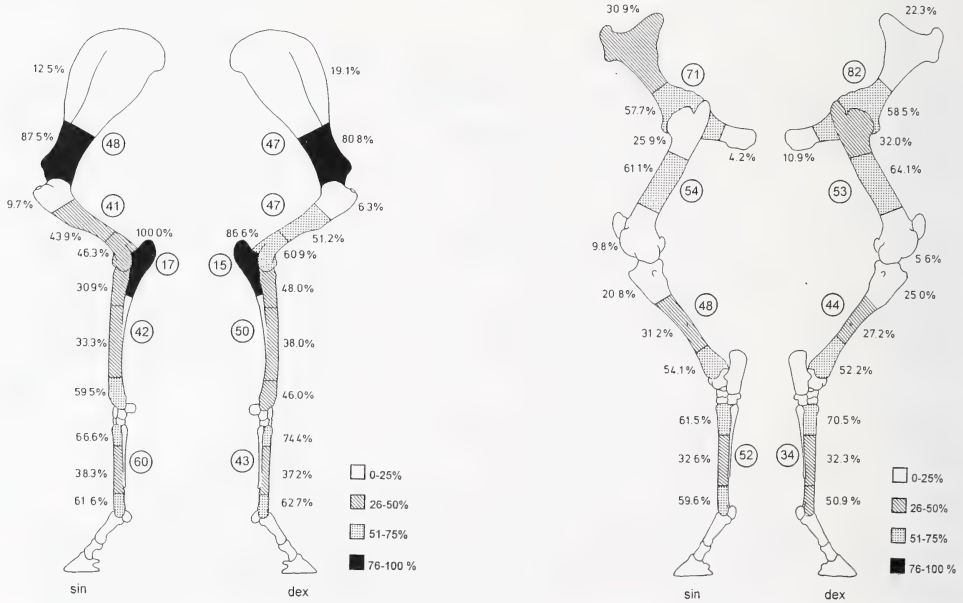

12.5%
87.5%
48
9.7%
41
43.9%
46.3%
100.0%
17
30.9%
42
33.3%
59.5%
66.6%
60
38.3%
61.6%
sin
19.1%
47
80.8%
47
6.3%
86.6%
15
51.2%
60.9%
48.0%
50
38.0%
46.0%
74.4%
43
37.2%
62.7%
dex
☐ 0-25%
▨ 26-50%
░ 51-75%
■ 76-100 %
30.9%
71
57.7%
25.9%
4.2%
61.1%
54
9.8%
20.8%
48
31.2%
54.1%
61.5%
32.6%
52
59.6%
sin
22.3%
82
58.5%
32.0%
10.9%
64.1%
53
5.6%
25.0%
44
27.2%
52.2%
70.5%
34
32.3%
50.9%
dex
☐ 0-25%
▨ 26-50%
░ 51-75%
■ 76-100 %

Fig. 4. Representation of portions of fore-leg long bones (left) and portions of the pelvis and rear-leg long bones (right) of horse from sector P16. Percentages of all carpals, tarsals, phalanges, vestigial metapodials (Mc 2 and 4) and sesamoids not indicated. Numbers in circles are total numbers of a particular element (e.g. 48 left scapulae), from which the percentages were reckoned. Thus, 87.5% of the left scapulae are distal ends and only 12.5% are scapula blades. The percentages are also expressed as groups "0–25%" and so on.

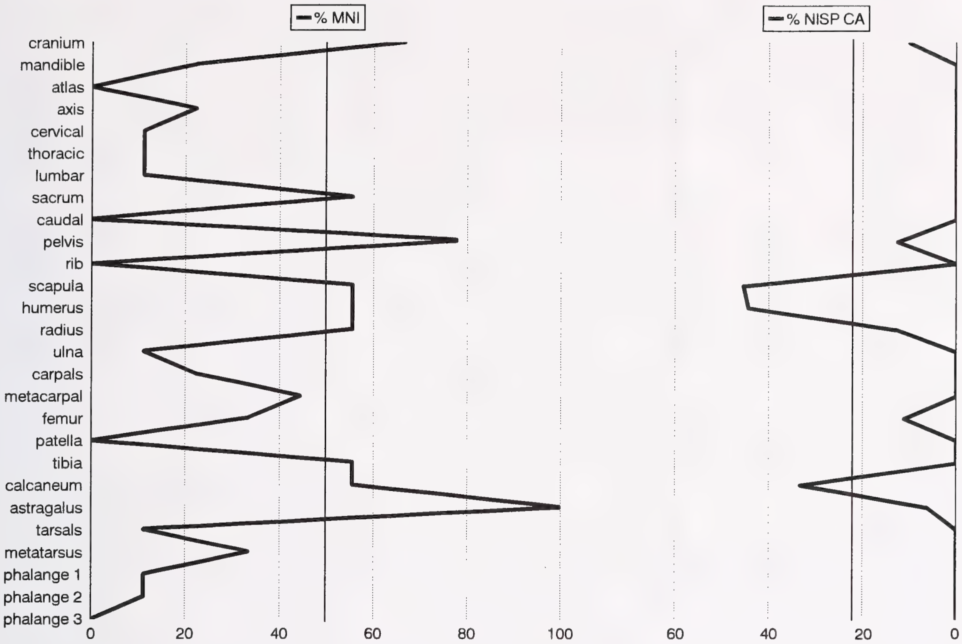


Fig. 5. %MNI (minimum number of individuals) (left) and % NISP CA (carnivore gnawing) (right) of major bones of reindeer from sector P16. The percentages are taken from columns 3 and 9 in appendix 1 and calculated from counts given in columns 2 and 8. See figure 5 for methods of calculating percentages. Vertical lines in bold face mark the 50 % boundary in both figures; for the % NISP CA the 50 % line was calculated from the highest % NISP CA thus: 45.4 %÷2=22.7=50 %.

tiation can be seen in %MNI's for the humerus and scapula (55.5 % and 91.9 %), for the radius and third metacarpus (55.5 % and 86.8 %) and, to a lesser extent, for the tibia and third metatarsal (57.7 % and 68.8 %). Analyses of bone preservation have shown that scapulae, pelves, metacarpals and metatarsals do have better chances of survival than major limb bones and, to a certain extent, the lower %MNI's for the leg bones reflect this.

Some portions of horse limb bones are better represented than others (fig. 4). None of the scapulae were complete, but this was not surprising as the scapula consists of a sturdy distal end and a very fragile blade. Thus, the marked differences in preservation – or "intrabone variations" – between the distal ends and the blades of horse scapulae from P16 are clearly related to bone density and preservation (Brain 1981, Kreutzer 1992, Lyman 1994, Lam et al. 1999).

Positive correlations between intrabone variation and bone density could also be observed in the higher percentages of denser portions of some long bones – such as the proximal ulna, the distal humerus, the diaphyses of the femur – and the acetabular portion of the pelvis, and the low percentages of portions of less dense bones such as the proximal humerus and distal femur.

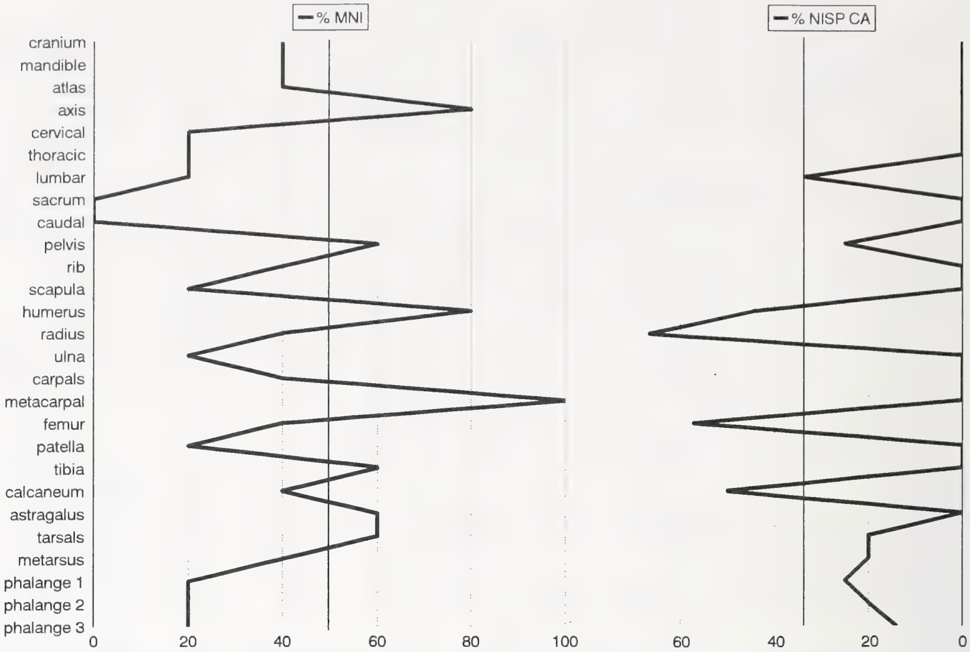


Fig. 6. %MNI (minimum number of individuals) (left) and % NISP CA (carnivore gnawing) (right) of major bones of bison from sector P16. The percentages are taken from columns 3 and 9 in appendix 1 and calculated from counts given in columns 2 and 8. See figure 5 for methods of calculating percentages. Vertical lines in bold face mark the 50 % boundary in both figures; for the % NISP CA the 50 % line was calculated from the highest % NISP CA thus: 66.6 % ÷ 2 = 33.3 = 50 %.

Inverse or negative intrabone variations – that is the preservation of portions of bones contrary to the expected preservation according to bone density – were observed in the low percentages for the diaphyses of radii, tibias, metacarpals and metatarsals, which are usually considered to be the densest portions of these elements.

There are several characteristics common to the skeletal representations of reindeer and bison despite differences in body-size between the two species. In contrast to horse, both are underrepresented in terms of low total NISP (table 1) and low NISP per element (appendices 2 and 3, column 1). With low counts of MNI for many elements, the bulk of the remains of both species have %MNI's lower than 50 % (figs 5 and 6; appendices 2 and 3, columns 2 and 3). Several elements of the skeletons of reindeer and bison are absent.

The presence or absence of the skeletal parts of reindeer appears to be strongly related to the structural densities of the bones, as shown by the high %MNI's recorded on robust elements (astragalus = 100 %) or the sturdier portions of reindeer bones (acetabular part of the pelvis = 77.7 %). Fragile bones, such as ribs, are absent, and extremely low %MNI's were recorded on all types of reindeer vertebrae. Some small bones, such as carpals, tarsals, and sesamoids, are absent. The highest %MNI for bison was calculated on the metacarpals. Relatively high %MNI's were counted on the axis vertebra, distal humerus, acetabular region of the pelvis, distal tibia, astragalus and tarsals. These are the high density or sturdy portions of bison bones including, for this species, the axis vertebra (Kreutzer 1992). Other axial elements including the ribs, and the scapula, all have low MNI's.

Skeletal representation and carnivore attrition

Traces of carnivore gnawing – also called carnivore attrition or carnivore ravaging – in the form of tooth puncture marks, tooth pitting, tooth scoring and furrowing – were recorded on 262 horse bones, 18 bones of reindeer and 20 bison bones. These counts represent 7.3 %, 6.6 % and 14 % of the total number of bones (table 1, NISP) identified to these species respectively. The remains of three carnivores, wolf, wolverine and fox have been identified in the faunal assemblage from P16. Although some of the smaller tooth puncture marks could have been produced by foxes and wolverines, most of the bones show traces of modification comparable to that recorded on bones chewed by wolves (Haynes 1983).

Counts of bones of horse, reindeer and bison with traces of carnivore attrition are given in appendices 1–3, column 8 and expressed as percentages of the NISP for each element in column 9 (%gnawing). These percentages are illustrated in the right side of figures 3, 5 and 6 and compared with the %MNI's of each species.

Among the horse remains, traces of carnivore gnawing are present on the bases of horse mandibles, on the bodies (corpus, plate 2b) and spines of the vertebrae, around the epiphyses of long bones and on their shafts (plate 4a). Only three types of elements, the sacrum, the humerus and the calcaneum produced percentages of gnawing greater than 50 % (highest count 54.5 % ÷ 2 = 27.2 % = 50.0 %) (fig. 3). A positive correlation between carnivore gnawing and skeletal representation – that is a high percentage of traces of carnivore gnawing and a low %MNI – was only observed for the sacrum. Thus the very low numbers of this element in the assemblage of horse bones appears to be strongly related to carnivore destruction of the bone rather than human subsistence practices or other post-depositional processes. There is also a positive correlation between percentages of carnivore gnawing on the caudal vertebrae and a low %MNI for this element.

%MNI's and percentages of carnivore attrition both greater than 50 % were calculated for the humerus and the calcaneum. The proximal end of the humerus is a bone portion rapidly destroyed by carnivore gnawing, and the crenulated proximal ends of 17 horse humeri attest to this type of destruction (see figure 4, for numbers of portions of the long bones). Six of these humeri had been reduced to bone cylinders by carnivores gnawing at both the proximal and the distal ends of the bone.

Loss of bone produced by gnawing was observed on the tuber calcis of the calcanei. Carnivores preferentially chew the end of this element since this bony protruberance is covered by only a thin layer of skin and is accessible even when the bone is articulated. The rest of the calcaneum is usually not affected by gnawing, and this probably accounts for the relatively high %MNI count for the calcanei despite the high percentage of carnivore gnawing observed on this bone.

Negative correlations, that is a low %gnawing and a high %MNI for a particular element, were calculated for the axis and atlas vertebrae, phalanges, carpals and tarsals, astragalus, tibia, and third metacarpals. Although gnawing traces are visible on these elements, their representation in the assemblage did not appear to have been strongly affected by carnivore destruction. Negative correlations were also observed on crania and mandibles, but in these cases, low percentages of carnivore gnawing are probably associated more with the problems of identifying such traces on these highly-fragmented bones, rather than a lack of carnivore interest in parts of the heads of horses.

The absence of gnawing traces on carpals and tarsals may be due to the ability of carnivores to swallow these small bones whole without chewing. Olsen (1989) suggested that the low numbers of small bones at sector P16 were related to excavation techniques; however, since large numbers of small bones of horse are not present among the bagged finds either, carnivores swallowing these elements and digesting them in their guts or passing them as scat away from the site is a plausible alternative to explain the low numbers of small skeletal elements in the assemblage of horse bones.

Interesting is the discrepancy between the high percentages of carnivore modification observed on the proximal joint of the humeri and the low percentages recorded for the distal ends of the scapulae. The strong differences in percentages suggest that these bones were already disarticulated before carnivores began to gnaw them. However, high numbers of cut marks indicative of the intensive dismemberment of these joints initially by humans are also missing (see below: human modification of the bones) and other factors (natural disintegration of the carcass?) have to be considered to explain the discrepancy between the percentages of carnivore modification on these two elements. In general, the percentages of gnawing show that carnivores were attracted to the "meaty" parts of the carcasses of horse, such as the humerus and the femur; less meaty parts, such as the radius, tibia and metapodials were less attractive.

Three bones of reindeer – scapula, humerus (plate 4b) and calcaneum (plate 4e) – have percentages of carnivore gnawing greater than 50 % (45.5 % (2 = 22.7%) (fig. 5), but a strong positive correlation between %carnivore gnawing and %MNI is not apparent for these elements. A negative correlation was observed for the astragalus (plate 4c). A high %MNI and a relatively low %gnawing was recorded for the pelvis, despite traces of gnawing on this bone comparable to those observed on North American prey carcasses which had been heavily utilised by carnivores (Haynes 1982). The discrepancy between evidence of heavy carcass utilisation on the one side but high %MNI on the other, probably relates to numbers of individuals being counted on the acetabulum, a robust portion of the pelvic girdle which usually survives carnivore attrition. Tooth notches on the fractured edges of long bone shafts show that carni-vores also cracked open the shafts of reindeer bones.

The, relatively speaking, higher total percentage of modification observed on bison bones suggests that these remains were more intensively utilised by carnivores than the remains of horse or reindeer.

Percentages of carnivore gnawing equal to or greater than 50 % (66.6 % ÷ 2 = 33.3 %) were calculated on three bones – radius, femur and calcaneum – but there is no strong positive correlation between %gnawing and %MNI for these elements (fig. 6). A positive correlation was, however, observed for the lumbar vertebrae of bison, and destruction by carnivores may be responsible for the low numbers of this element. Carnivore preference for bison humerus and femur is probably related to the amount of meat left on the bones or a preference for greasy bone ends. Interesting is the presence of relatively large numbers of open-ended cylinders of bison bone. Three femurs (plate 4d) and two, or possibly three, humeri had been modified in this manner. Bone cylinders result from the lengthy chewing of long bones by carnivores and are often found at wolf homesites. Haynes writes (1982, p. 268) "If carcasses or body parts are too bulky for adult wolves to transport to pups or to rendezvous sites, the wolf group may relocate itself close to certain carcasses, which become temporary rendezvous sites". The same may have happened at Solutré.

Although all stages of carcass utilisation, from light through to heavy, were recorded on the bones of horse, bison and reindeer, strong positive correlations between %gnawing and %MNI's were only recorded on the sacrum and caudal vertebrae of horse and the lumbar vertebrae of bison. None of the reindeeer bones show strong positive correlations between these attributes.

The evidence of heavy carcass utilisation does, however, suggest that carnivores were able to spend relatively long periods of time gnawing bones undisturbed at the site, during the periods when humans were not present. Although the interpretation of carnivores as oppurtunistic scavengers of remains of animals killed by the Magdalenian hunters is probably correct, the evidence of intensive carnivore attrition means that we cannot exclude the possibility that the bones of some animals at sector P16 were from carnivore kills.

To summarise, although it could be shown that bone density and differential preservation and carnivore attrition were responsible for the low numbers and/or absence of some elements or portions of elements of horse, reindeer and bison at sector P16, the general patterns of skeletal representation observed in the bone assemblages recovered during excavation are probably very similar to those present originally at the site. This is important, as it shows that the strong difference between the skeletal representation of horse and the skeletal representation of reindeer and bison is valid, and that this difference is probably attributable to different methods of utilisation of these animal resources by humans.

The skeletal representation of horse is characterised by the presence of practically all parts of the skeleton, large numbers of finds per element (NISP), high minimum numbers of individuals per element (MNI), %MNI's for the bulk of the bones greater than 50 % and almost equal numbers of bones from the right and left sides of the body (latter shown in figure 4). Taken altogether the evidence produced during this analysis supports the idea (Olsen 1989) that intact carcasses of horse were originally deposited below Solutré rock, and that the bulk of the bones were left behind at the site. Descriptions in site reports (Combier 1973) and the results of a study of conjoining bones (Turner in press) show that some of these bones were in anatomical connection. Although death of perhaps one or two of the horses at the site due to natural causes (e.g. old age, disease) cannot be excluded, the location of the site precludes mass deaths of herds of animals as observed at river-crossings (Behrensmeyer 1975) or during episodes of seasonal flooding (Voorhies 1969), deaths at waterholes (Haynes 1991), or death due to bogging down in quagmires (Berger 1983). In this analysis, the bulk of the horse remains at the sector P16 site is interpreted as resulting primarily from the hunting activities of the Magdalenian population.

Olsen (1989) found no indication of a deliberate selection of high or of low-utility parts of the horse at Solutré, and the current analysis has produced the same result with high %MNI's being recorded for portions of the limbs which are referred to as "high-utility parts" (parts considered in terms of human subsistence to carry high meat yields), such as the upper parts of the fore and rear haunches (scapula and pelvis), but also for parts of the limbs which are usually considered low in utility (carrying little or no meat) such as the metacarpals and first phalanges. The only possible exceptions to this are differences in %MNI's between vertebrae of the neck and of the back and tail of horse, as well as variations between the %MNI's of some limb bones (humerus, radius, femur and tibia) and their skeletal neighbours (scapula, pelvis and metapodials). Although these %MNI differences are probably mainly related to bone density, the possibility that some portions of the backs and legs of horse were transported away from the site by humans cannot be excluded, since transportation by humans of low density bones or poor preservation of low density bones produces the same result – a low %MNI for the element concerned.

On the other hand, negative correlations with density data observed for the diaphyses of radius, tibia, metacarpal and metatarsal do suggest that the low counts of portions of the shafts of these bones may be related to human activities at the site. Fracturing bone in order to extract marrow would have already reduced bone shafts to smaller fragments at an early stage in the taphonomic histories of these finds, possibly making these fragments more susceptible to post-depositional bone destruction. Another alternative is that these fragmented finds were simply collected during excavation and not recorded during this analysis.

Even though factors such as differential bone preservation and their effects on the remains of reindeer and bison appear to have played a greater role in the skeletal part representations of reindeer and bison, it is still very difficult to interpret the small assemblages of bone of these two species. On their own, the skeletal representations of reindeer and bison give little indication as to whether these elements represent the remains of intensively processed carcasses of game hunted and killed close to the sector P16 site, or portions of carcasses of animals hunted elsewhere which were transported to Solutré by the hunters. Whatever the interpretation, the Magdalenian hunters appear to have shown no interest in selecting particular parts of these carcasses, as can be seen from the relatively high %MNI's recorded on both the high and low-utility body parts of the two species.

Human modification of the bones

Butchering activities

One of the characteristics of the faunal assemblage from the Magdalenian deposits in sector P16 is the very low number of the "archaeologically visible results" (Lyman 1994: 295) of butchering activities on the bones of horse, reindeer and bison. In this study the term "archaeologically visible results" refers to cut marks made by sharp-edged stone tools during carcass processing and impact notches induced by hammerstones during marrow extraction. Olsen (1989) also found low numbers of bones with butchery traces from all levels at Solutré, and numbers of horse bones with butchery traces published by Berke (1989) are comparable to those given in this paper (see Olsen's and Berke's papers for their descriptions of butchery marks from sector P16).

Numbers of cut marks and impact notches are given in table 1 for all of the species present in the faunal assemblage from this sector. For the three main species, cut marks were observed on 70 bones of horse, 10 bones of reindeer and only two bones of bison. They represent 19.6 %, 3.6 % and 1.4 % respectively of the total NISP's given for these species. In general, counts of bones with impact notches were even lower than counts of cut marks and represent 12.3 % of the horse bones (n=44), 0.73 % of the reindeer bones (n=2) and 4.2 % of the bones of bison (n=6).

Despite the low counts, the different locations of the cut marks and the presence of the impact notches show that several stages of butchery had been carried out, including evisceration (extraction of the contents of the thoracic and abdominal cavities), possibly skinning, disarticulation, muscle stripping or peeling off the periosteal tissues (filleting), removal of tendons, and marrow extraction. Main stages of butchering identified on the remains of horse, reindeer and bison are summarized in table 2 and this evidence suggests that more carcass products were obtained from horse than from reindeer and that bison bones were only filleted or used as a source of bone marrow.

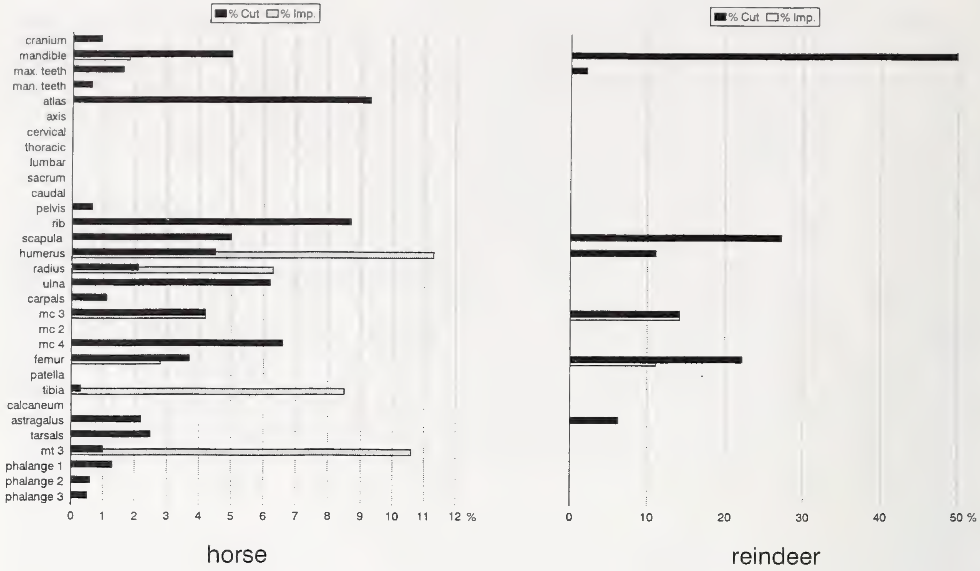
Table 2. Butchery activities identified on the remains of horse, reindeer and bison from sector P16 at Solutré.

	skinning	evisceration	disarticulation	filleting	tendon removal	marrow extraction
horse	x	x	x	x	x	x
reindeer	x		x	x		x
bison				x		x

In appendices 1–3, counts (columns 4 and 6) and percentages (columns 5 and 7) of cut marks and impact notches are listed for the bones of horse, reindeer and bison. The percentages are illustrated and compared in figure 7. The highest percentage of cut marks on horse remains was observed on the atlas vertebrae (9.3 %) (plate 2b), and relatively high percentages were recorded for the ribs (8.7 %), mandibles (5.0 %) (plate 2f), scapulae (5.0 %), ulnae (6.2 %) and fourth metacarpals (6.6 %). Reindeer mandibles have the highest percentage of cut marks (50.0 %); cut marks on reindeer scapulae are relatively high (27.2 %).

Impact notches are most common on third metacarpals of horse (10.6 %) and are relatively common on horse radii (6.3 %) and tibiae (8.5 %). Only two bones of reindeer – a tibia and a metacarpal – have impact notches. Notches were also recorded on bison tibiae (20.0 %), but the highest percentage of notches was recorded on bison humeri (22.2 %). Only two bison bones, a humerus and a femur, bore traces of cut marks. The evidence presented in figure 7 shows that of the bison bones preserved at sector P16, only limb bones were butchered. A similar butchery pattern could be postulated for reindeer, but in this species parts of the head were also processed.

Several skeletal elements of horse (except vertebrae other than the atlas) bore archaeologically visible traces of butchery. The lack of cut marks on thoracic, lum-



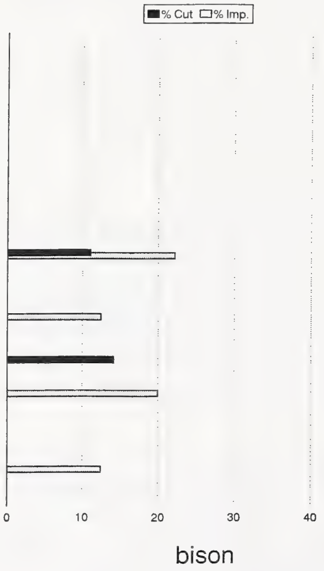


Fig. 7. Comparison of percentages of cut marks and impact notches on the remains of horse, reindeer and bison from sector P16. Max=maxillary; man=mandibulary; mc= metacarpus 3; mt=metatarsus 3.

bar, and caudal vertebrae is possibly related to the low %MNI's recorded on these elements: the bones were not present at the site in great numbers. In the case of the sacrum, carnivores may have destroyed those finds with cut marks. Interesting is the relatively high percentage of cut marks on horse ribs which have the lowest %MNI for this species. This suggests that numbers of cut marked ribs could have originally been much higher.

Composite depictions of cut marks and impact notches on horse bones are shown in figures 8, 9 and 10. Cut marks circulating the distal end of a first phalange of horse (plate 2c) suggest that preparation of the horse carcass may have begun by skinning, but cut marks in similar positions have also been interpreted as resulting from dis-articulation of the phalanges. Sets of cut marks were observed on the outer faces of the upper (plate 2a) and lower cheek teeth of horse. These marks were probably produced when the gingival tissues were stripped from around the mouth as part of skinning activities or during removal of tissues from the head. Cut marks on the inner faces of cheek teeth, inner side of a

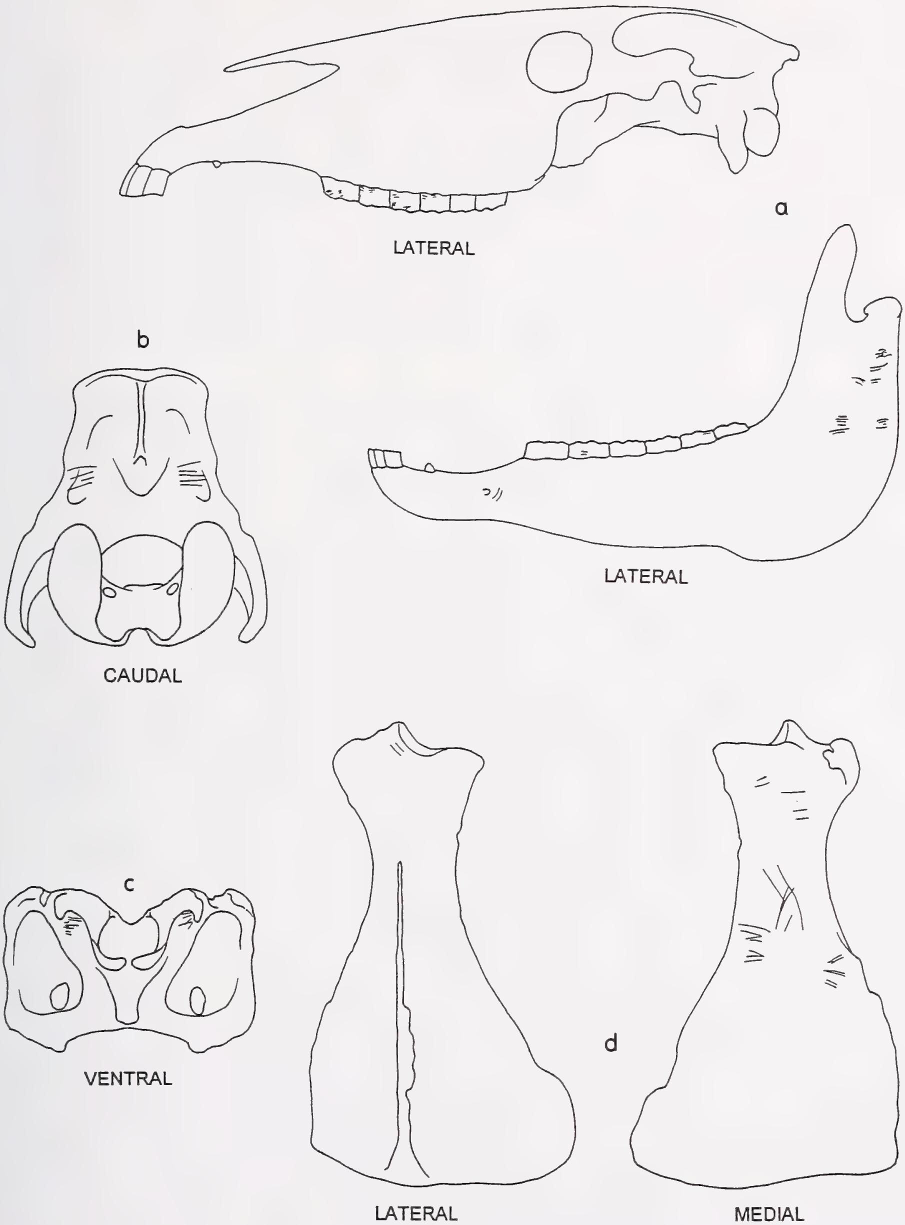

LATERAL
a
LATERAL
b
CAUDAL
c
VENTRAL
d
LATERAL
MEDIAL

Fig. 8. Composite depictions of cut marks on bones of horse from sector P16. a: upper and lower cheek teeth and mandible. b: caudal face of the cranium. c: ventral face of an atlas. d: scapula.

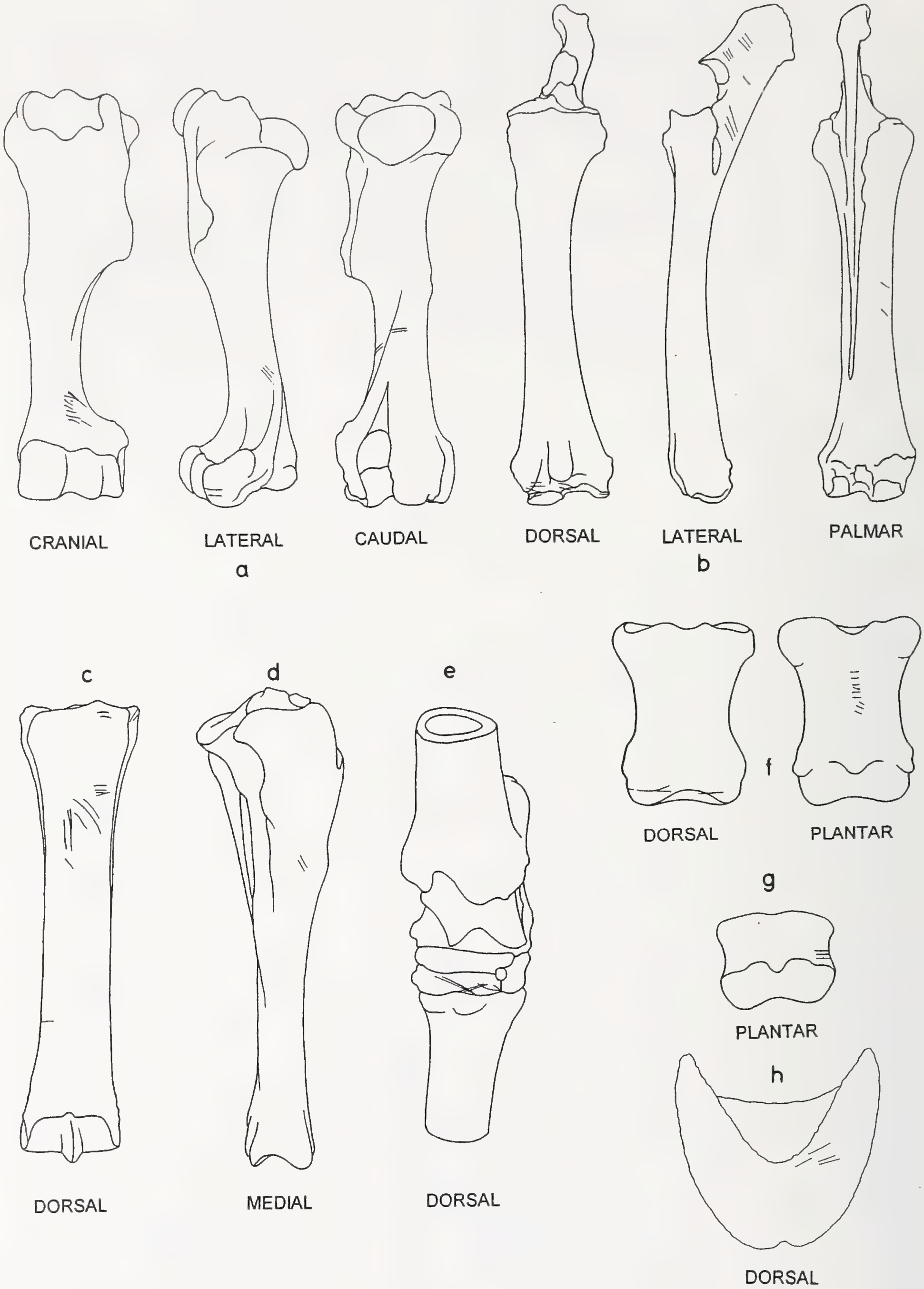

CRANIAL
LATERAL
CAUDAL
a
DORSAL
LATERAL
PALMAR
b
c
d
e
DORSAL
MEDIAL
DORSAL
f
DORSAL
PLANTAR
g
PLANTAR
h
DORSAL

Fig. 9. Composite depictions of cut marks on bones of horse from sector P16. a: humerus. b: radius. c: metacarpus. d: tibia. e: tarsal. f: phalange 1. g: phalange 2. h: phalange 3.

mandible and inner side of a mandibular symphysis all suggest removal of the tongue. Cut marks on the inner sides of ribs and a pelvis were probably produced during evisceration.

The bulk of the cut marks on horse remains was produced during carcass disarticulation. Disarticulation appeared to be confined to separation of the head and neck (three cases) (plate 2b), separation of the vertebral column (one case), separation of parts of the fore-leg including the scapula from the proximal humerus (3 cases), disjointing the elbow (at least 2 cases), separation of the radius from the fore-foot (at least 2 cases), and disjointing the rear hock (2 cases). Sets of cut marks indicating removal of the masseter muscle – a process termed filleting in situ (Binford 1981) – were recorded on five mandibles of horse (plate 2f). Oblique cut marks on bone shafts indicate muscle stripping or removal of the periosteum (as observed on the scapula, humerus, femur and tibia), and removal of periosteal tissues or tendons (in the case of the metapodials). There was evidence of tendon cutting on the phalanges (plate 2d).

The location of cut marks on reindeer bones suggests that butchery techniques similar to the ones used on the carcasses of horse were also employed on the carcasses of reindeer, and marks on reindeer remains are consistent with removal of flesh and skin around the mouth, dismemberment of limb bones, and muscle stripping or the removal of periosteal tissue. Cut marks located around the glenoid cavity of three scapulae were produced during disarticulation of the distal scapula from the proximal humerus (plate 2e). Binford (1981) considers that in medium-sized animals, dismemberment of this joint is a secondary butchery operation and that considerable numbers of cut marks around the glenoid cavity are most likely to be seen on bones from sites where meat has been consumed.

Cut marks on bison bones are located mid-shaft and were produced when cutting through muscle attachments or during stripping of periosteal tissue.

Relatively high percentages of impact notches on horse bones (appendices 1–3, column 7, figure 7) show that mandibles (1.8 %), femurs (2.8 %), metacarpals (4.2 %), radii (6.3 %), tibiae (8.5 %) and metatarsals (10.6 %) had been chosen for marrow extraction. Humeri have the highest percentage of specimens with impact notches (11.3 %) and appear to have been the element most preferred for this stage of butchery. A similar pattern, with high percentages of impact notches on humeri (22.2 %) and tibia (20.0 %) is shown in figure 7 for bison bones. Reindeer metacarpals and femurs were also chosen for marrow extraction (fig. 7).

Composite illustrations of impact notch locations show distinct patterning in the placement of impacts on some elements of horse (figure 10). For the humeri, impact notches occur mainly mid-shaft on the cranial, lateral and caudal surfaces. On the radius, the most common locations for impact notches are towards the proximal end of the bone on the dorsal surface (plate 3e). On the femur, the caudal surface and lateral edge were the preferred areas for impacts and, on the tibia impact notches are mainly located on the flat plantar surface of this bone. With the exception of impact notches on the plantar surface of the tibia, blows to the humerus, radius and femur were mainly placed on parts of the bones that would have been difficult to strike effectively. Mandibles (plate 3a) were fractured by one or two blows placed on the outer and/or inner surfaces of the jaw, at the same height as the tips of the roots of the cheek teeth.

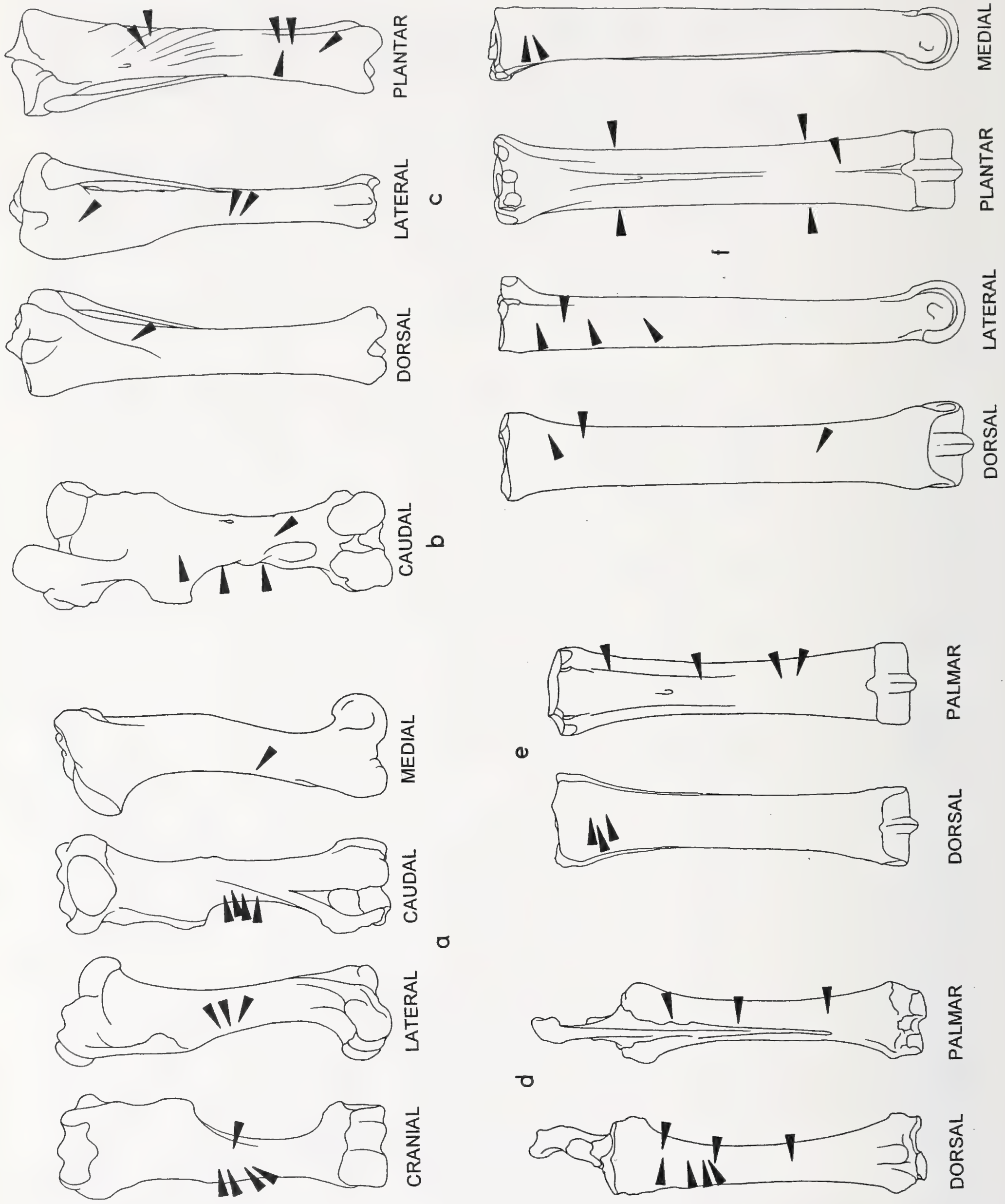

a
CRANIAL
LATERAL
CAUDAL
MEDIAL
b
CAUDAL
c
DORSAL
LATERAL
PLANTAR
d
DORSAL
PALMAR
e
DORSAL
PALMAR
f
DORSAL
LATERAL
PLANTAR
MEDIAL

Fig. 10. Composite depictions of impact notches on bones of horse from sector P16. a: humerus. b: femur. c: tibia. d: radius. e: metacarpus. f: metatarsus.

Metacarpals were struck on the dorsal and palmar faces, and metatarsals were struck on all faces of the bone. Impact notches on these specimens are often placed towards the proximal end of the bone, and conjoining fragments of metapodials show that this technique had occasionally split the proximal end of the bone through the joint (plate 3d). On other specimens, the shaft of the bone has been opened, but the proximal end is intact. On some finds, impact notches truncated by secondary fracture planes suggest that distal portions of metapodials had been removed after the shaft had been struck.

Some bones had been split open longitudinally by a series of controlled blows to the shaft. This technique is restricted to metacarpals, metatarsals and radii (plate 3b) – in other words those bones whose relatively straight form lends itself well to this method of fracture. Opposing sets of notches on metatarsal shafts (plate 3c) show that the undersides of these bones had been laid on an anvil during fracturation (=reflective percussion and see Berke [1989] for his descriptions of impact notches on finds from this sector).

Although only a small sample of bison bones have impact notches, similar techniques to those used on horse bones were recorded. These include impacts located mid-shaft and towards the proximal ends of bones, use of an anvil as a support, and the use of controlled blows to split bones open longitudinally. Articulatory ends of bison bones had been removed prior to fracture of the shaft. A phalange of bison had been split open, but the bulk of the phalanges of horse have no impacts and are preserved intact.

The cut marks on mandibles of five different individuals give an approximate indication of the number of horse carcasses butchered by humans. Cut marks and impact notches are present on the remains of both adult and juvenile horses. At least three reindeer carcasses had been butchered and bones from juvenile or sub-adult individuals had been processed as well as those of adult reindeer. Only bones of adult bison bore traces of butchery.

In the case of large animals, such as horse and bison, primary butchery activities such as skinning, evisceration, removal of the masseter muscle, removal of the tongue and disarticulation would have taken place at, or very close to, the kill-site. This compares well with the evidence from the skeletal part representation of horse in which large amounts of remains from many individuals were recovered at sector P16, showing that intact carcasses of these animals were deposited more or less at the place where they had died. The absence of cut marks produced during primary butchery activities on bison bones combined with the low total number of bison bones, suggest that these remains may have been transported as carcass portions to the site.

The remains of reindeer are more difficult to interpret, since medium-sized animals do not necessarily have to be butchered at the kill site, and their intact carcasses can be transported just as easily as portions of carcasses from the kill site to a processing site elsewhere. Thus, cut marks indicating some primary butchery activities (?skinning, disarticulation) on the bones of reindeer, a relatively higher percentage of butchery marks on reindeer bones than on the bones of horse and bison, and low numbers of reindeer bones can be interpreted either as the more intensive processing of the remains of animals which were killed at the site, or the remains of parts of processed carcasses of reindeer which were transported to the site.

Worked bone and antler

Three horse bones – two metapodials and a fragment of a long bone which could not be more closely identified – had been modified further by humans. These finds had been used as needle-cores (see also Berke [1989]). Reindeer antler had been used as a material for tool production. The antler industry from sector P16 comprises a bâton-percé and a fragmentary double bevel-based point. Fragments of reindeer antler with the remains of grooves on their outer surfaces represent the waste products of antler worked by the groove and splinter technique. Cut marks on the root of an incisor tooth from a reindeer suggest this tooth was intended for wear as a pendant.

Charred bones

Altogether four bones – two of horse and two of reindeer – had been charred in a fire.

Age structure, sexual demographies and season of death

Age structures using teeth wear and crown heights

Comparative eruption-wear and crown-height wear data published by Levine (1979, 1982, 1983) were used to age 232 upper and lower deciduous and permanent cheek teeth of horse from sector P16. The sample consisted only of teeth which could be precisely identified to tooth type and position in the jaw, and the results of the analysis are shown in figure 11. Each age-class represents 10 % of the natural longevity of

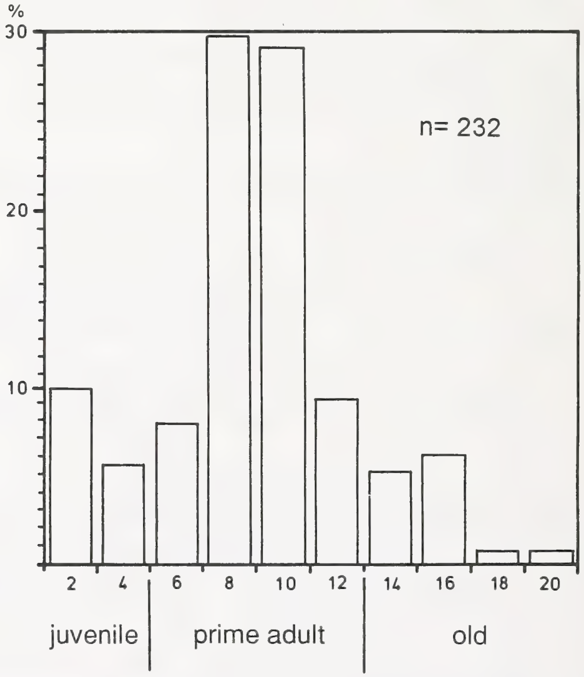


Fig. 11. Age-structure of the horses from sector P16 taken from a sample of 232 teeth. See text for explanation of age-classes (1–10) and juvenile, prime adult and old categories.

the horse, which was set at 20 years. The numbers of teeth in each age-class are expressed as a percentage of the total number of teeth in the sample (n=232).

The bulk of the teeth, 30 %, are in age-class 4 (6–8 years old); a similar number (29 %) in age-class 5 (8–10 years old). The remaining age-classes are represented by 10 % or less of the teeth sampled. Very low percentages were recorded in classes 9 and 10 (together 16–20 years).

Stiner (1990) defined three different age-classes, juvenile (approximately the first 20 % of the natural longevity [Lyman 1994]), prime-adult (breeding-age [ibid]) and old (approximately the last 30 % of the natural longevity [ibid]), for her assessments of mammalian mortality patterns, and these criteria were applied to the age-classes from the P16 sample. Using this method, teeth from juveniles can be seen to form about 15 % of the sample and old horses only about 13 %. A total of about 76 % of the horses are in the prime-adult group. Similar results were obtained from the analysis of wear stages of a small sample (n=47) of incisors. The bulk of these teeth, 80.8 %, belong to older juveniles and prime adults. Very young (4.2 %) and very old horses (14.8 %) are represented by low percentages.

Levine (1979, 1983) also noted a rather low proportion of teeth of juveniles (0–3 years) and slightly higher proportions of teeth of adult horses aged 8–10 years in the sample of 364 teeth she analysed from the sector P16 site.

Six individuals of reindeer were established on mandibulary teeth and eight individuals on maxillary teeth. These individuals were grouped into broad age-classes or age-cohorts according to their crown-heights and by comparing their tooth wear patterns with those observed in recent reindeer of known age at death (Miller 1974, Spiess 1979). The six individuals established on mandibulary teeth could be placed into three age-cohorts, comprising one animal younger than 15–29 months and certainly younger than two years at death (juvenile), four animals which probably died at between 3–5 years of age (sub-adults and adults), and one animal aged between 6–9 years at time of death (adult). Similar groupings were observed among the individuals established on maxillary cheek teeth. Of the eight animals represented by the maxillary dentition, two could be approximately aged to younger than two years (juveniles), two belonged to the 3–5 year cohort (sub-adults and adults), two or three to the 6–9 year cohort (adults) and one was ten years of age or older at time of death (old adult). Thus, according to tooth eruption and wear patterns, young, adult and old individuals of reindeer were present at the site. However, the dominance of teeth from sub-adult and adult reindeer (3–5 years of age) suggests that these animals were the preferred prey of the Magdalenian hunters.

The teeth of four individuals of bison were approximately aged by comparison with dental development in age-groups described by Todd & Hofman (1987) and Wilson (1980) for fossil bison. Three young bison – a calf about 6 months old and two juveniles aged between 2–2½ years old – were identified. The fourth individual was somewhat older and died between 4½ – 5½ years of age.

Age structures using bone epiphyseal fusion

The times of fusion of epiphyses on mammalian skeletal elements can serve as indicators of age at death. However, as almost all the epiphyses in a horse skeleton are fused by 4 or 5 years of age, information pertaining to age using epiphyseal fusion is restricted to juveniles and to young members of the prime-adult group in this species.

Several bones of horse had unfused or partially fused epiphyses which could be approximately aged using data published by Levine (1979) and Schmid (1972). Six horses were represented by six axis vertebrae which were unfused caudally. These individuals were younger than 3¹/₂ years of age at death, this being the time when fusion of the caudal plate to the corpus begins in the axis vertebrae. A distally unfused second phalange and humeri with both proximal and distal ends unfused, and the known times of epiphyseal fusion in these elements, show that some horses could have been as young as 9 months of age at the time of their death.

The fifteen unfused skeletal elements of reindeer provided no further demographic data for the population of this species from sector P16 not only because of the small number and fragmentary state of these bones, but also due to inconsistencies between comparative epiphyseal fusion data published by Hufthammer (1995) and by Spiess (1979) for recent reindeer which make assessments of age very difficult to apply.

Epiphyseal fusion stages observed on 12 bison bones also indicate the presence of at least two individuals younger than five years of age at time of death (Habermehl 1961, Schmid 1972, Grigson 1982).

Sexual demographies

Although canine teeth have been observed in female horses, they are more commonly found in the jaws of stallions (Sisson & Grossman 1953). A total of only three horse canines, one upper, one lower and a third canine unerupted in a mandible symphysis, were recorded from sector P16. The low number of canines is interpreted as reflecting a dominance of mares among the horses which died at the site.

Sexual dimorphism is particularly marked in both the genera *Bos* and *Bison*, and the males of the genera are much larger than the females. This overall difference in

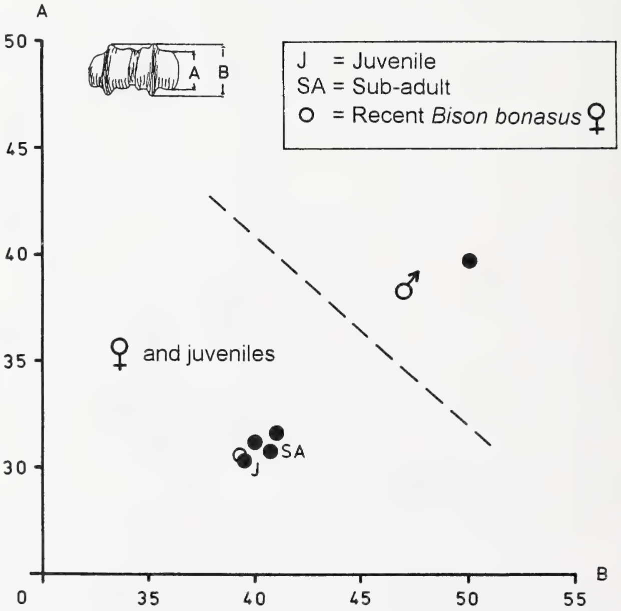


Fig. 12. Sexual dimorphism in the bison population from the sector P16 site.

body-size is also reflected in the size of the bones from adult individuals and a similar sexual dimorphism has been assumed and quantified for bison bones from archaeological contexts. The presence of both males and females amongst the bison remains at P16 had already been tentatively established during the analysis of five metacarpals of bison. Four of these specimens are more or less equal in size; the distal end of a fifth metacarpus is much larger, surpassing the other finds in both distal breadth and depth.

In order to illustrate this difference in size more clearly, the depth of the distal end of the bone was measured and plotted against the depth of the medial part of the trochlea (David 1994). The metacarpals clearly divide into two groups in the graph (fig. 12), with the single large specimen belonging to a male and the four other metacarpals belonging to two adult females and to two younger animals. It could be postulated that the two younger individuals are also females, since both finds fall within the female size range.

Attempts to determine the sexual demography of the reindeers using, for example, mandibular measurements (Spiess 1979, Morrison & Whitridge 1997) or measurements on certain post-cranial bones (Spiess 1979) could not be undertaken due to the lack of intact mandibles in the sample and the small size of the total sample of measurable bones of this species.

Season of death and physical condition

Skeletal elements from the foetuses of two horses were identified among the finds from sector P16. The stages of development of the foetal bones (Prummel 1987) show that one foetus was about 36 weeks old when the mare died. The second foetus was about two weeks younger. Horse gestation lasts for almost one year (345 or 348 days [Berger 1986]). Thus, the two mares at Solutré died about 2$^1/_2$ months before they were due to give birth. As the majority of foals are born in the period April to June, the two females appear to have died sometime between February and March (fig. 13a). At this time of the year female condition is poor and the mares are just about to start moulting their winter coats (West 1997, fig. 4.2).

A more reliable method of determining season of death is the analysis of incremental bands of tooth cementum and 5 horse teeth from Magdalenian deposits in sector J10 at Solutré were submitted for tooth increment analysis during a previous study of the fauna from Solutré (Olsen 1989), and an approximate season of death as spring/early summer was given for two teeth, two further specimens were from horses that had died in summer and one tooth was from an animal that had died in winter (fig. 13b). These results indicate that horses were killed during periods when both males and females are in poor condition (spring/early summer), in periods when horses are in good condition (late summer/autumn) and in periods when their condition is deteriorating (winter) (West 1997, fig. 4.2).

Two antler frontlets with weakly-developed antlers typical of young reindeer of both sexes and seven thin, short pedicles – also from young reindeer – provide important seasonal evidence for this species. A resorption line – the line along which the antler separates from the pedicle during shedding – below the burr of one of the antler frontlets indicate that this individual had died just before shedding its antler. The pedicles belong to animals which had just shed their antler, but regrowth had not begun. As the period between the shedding of antler and antler re-growth in young

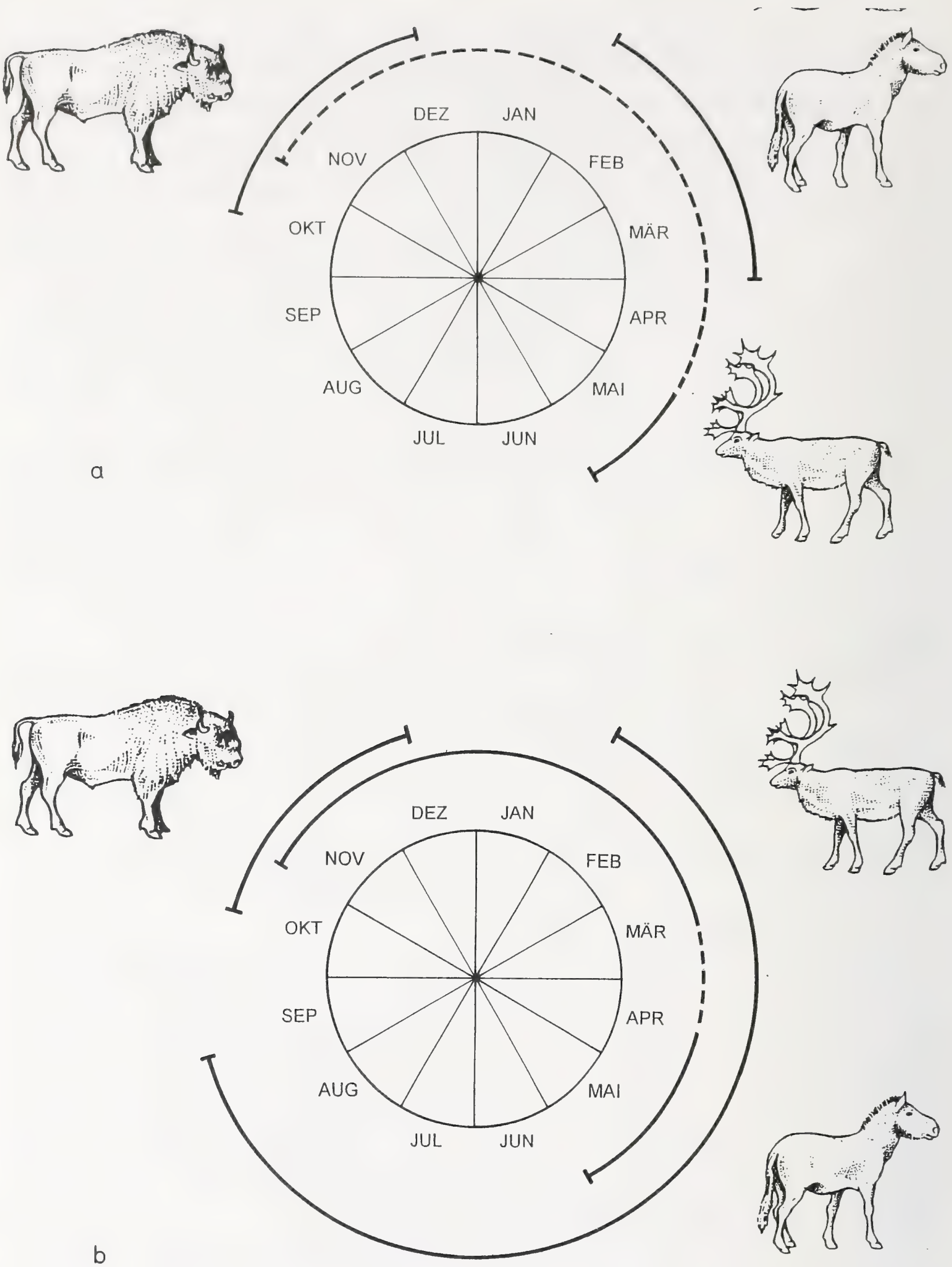

DEZ
JAN
NOV
FEB
OKT
MÄR
SEP
APR
AUG
MAI
JUL
JUN
a
DEZ
JAN
NOV
FEB
OKT
MÄR
SEP
APR
AUG
MAI
JUL
JUN
b

Fig. 13. a) The season of death of horse, reindeer and bison established during the current analysis. b) compilation of a) and the results of incremental analyses of horse and reindeer teeth produced during previous studies of the faunas. Incremental analysis of horse teeth from Magdalenian deposits in sector J10 undertaken by M. Beasley (published in Olsen 1989) and incremental analysis of reindeer teeth undertaken by B. Gordon (1988).

reindeer comprises only a few days within the month of May (Schmid 1972), the state of antler regeneration indicates that eight reindeer from sector P16 died during this period (fig. 13a).

A second frontlet was more difficult to place seasonally. Antler growth in young reindeers begins in the second half of May and antlers are carried until the following May (Schmid 1972). As there was no trace of a resorbtion line below the burr indicating incipient shedding, this animal died any time between November (after the velvet on the antler has worn away) and May.

Gordon (1988) examined incremental bands of cementum on a small sample of reindeer teeth (n=14) from an Early Magdalenian horizon at Solutré, and established that 52.3 % had been killed in winter (December-March) and 47.6 % in spring (April-May) (fig. 13b). This seasonal information indicates that reindeer were being hunted during periods when female condition is relatively good to poor and male condition is poorest (November to March), and during periods when male condition is beginning to improve and female condition is poorest (April/May) (West 1997, fig. 4.1).

Bison are usually born in the spring, and the time of death established for the calf and for the two juveniles suggests that some bison were hunted during autumn/winter (fig. 13a). At this time of the year, adult females are probably in a relatively good condition, as this is the period after parturition when they are building up or have built up their fat resources. In contrast, adult bulls are in a relatively poor physical condition (Lott 1979, Brooks 1978).

To summarise, the dominance of prime adult – probably female – horses, the presence of foals and pregnant mares, suggests that mainly family groups of horses were hunted at Solutré (Wild horses usually live in two types of groups: the “family group” which consists of mares of different ages, their foals and a stallion. Young males leave the family group at around two years of age and together with other males form “bachelor groups”). The seasonal evidence suggests horses were taken during the period February through to autumn. The stage of antler regeneration in a group of eight young reindeer indicates that these animals died during a short period of time in the month of May. They were possibly killed together during a single hunting episode which probably took place at the site, assuming that the hunters did not selectively transport parts of the heads of eight reindeer to Solutré from a kill-site elsewhere. Otherwise, sub-adult and adult reindeer appear to have been preferentially hunted. The age and sex structure of the bison population, which comprises adult female and male bison, along with a calf and juveniles, compares closely with that described for “cow-calf” groups. If the group died together during a single hunting episode, then the killing of bison at the site could be postulated. The stage of tooth eruption and wear on the teeth of the calf and the juveniles show that these individuals of bison died in autumn/winter.

The condition of the hunted animals did not appear to play an important role in the subsistence strategies of the Magdalenian hunters at Solutré, and horse, reindeer and bison appear to have been killed during periods when their condition varied from poor to excellent.

Conclusion

The main results of a recent examination of horse, reindeer and bison remains recovered during excavation of the sector P16 site at Solutré are summarised in the following table.

Table 3. Summary of the main characteristics of the assemblages of horse, reindeer and bison remains from sector P16 including seasonal data for horse taken from Olsen (1989) and for reindeer taken from Gordon (1988).

horse	**reindeer**	**bison**
high MNI	relatively high MNI	relatively high MNI
high NISP, bulk of horse bones at site	low NISP, few bones at site	low NISP, few bones at site
low numbers of cut marks and impact notches, but several stages of carcass processing from ?skinning and disarticulation to marrow extraction shown	very low numbers of cut marks and impact notches, but several stages of carcass processing from ?skinning and disarticulation to marrow extraction shown	very low numbers of cut marks and impact notches evidence of filleting and marrow extraction only
very low numbers of worked bone	very low numbers of worked bone and antler	no worked bone
very low numbers of charred bones	very low numbers of charred bones	no charred bones
members of mainly family groups of horses killed, adults and juveniles killed and processed	dominance of sub-adult and adults, adults and juveniles killed and processed	possibly cow-calf groups killed, bones of adults processed
February – September evidence (butchery marks, skeletal part representation) that horses were killed and butchered at site, some bones (vertebrae; leg bones) may have been transported away from the site by the hunters	November – May evidence that reindeer were killed at site and intensively processed (butchery marks; skeletal part representation, social groupings), or killed elsewhere and transported to site as carcass portions (butchery marks; skeletal part representation)	October – December (juveniles) evidence that bison were either killed elsewhere and transported to site as carcass portions (butchery traces; skeletal part representation) or killed at site (social groupings) and intensively processed
high numbers of carnivore gnawed bones in comparison to those with traces of human modification	high numbers of carnivore gnawed bones in comparison to those with traces of human modification	high numbers of carnivore gnawed bones in comparison to those with traces of human modification

At sector P16, traces of human modification were found on the remains of horse, reindeer and bison indicating that these species were the ones hunted by the Magdalenian occupants of the site. The fauna from sector P16 is, however, dominated by horse, represented by at least 45 individuals. In general, reindeer and bison are characterized by low numbers of identifiable remains and relatively high numbers of individuals. Horse is characterized by high numbers of remains and high numbers of individuals.

The evidence suggests that horses were hunted, killed and processed at the site. In contrast to this, the interpretation of the remains of reindeer and bison is dichotomous. The low number of reindeer remains and evidence of traces of primary butchery (e.g. disarticulation) on reindeer bones suggests that reindeer were also killed and fully processed at the site. The presence of pedicles and antler from eight young reindeer which might have been killed during a single hunting episode support this theory, assuming that the hunters did not selectively transport parts of the heads of eight reindeer to Solutré from a kill-site elsewhere. An alternative theory is that portions of carcasses of reindeer killed elsewhere were transported to the site; in other words, were intended as "snacks" for the hunters during their stay at Solutré. The numbers of cut marks around the distal scapulae of reindeer, indicative of the consumption of meat (Binford 1981), might support this theory.

Similar arguments can be applied to bison. The low number of remains of this species and the lack of traces produced during primary butchery suggest that only portions of bison carcasses were transported to the site. However, the age-structure and sexual demography of bison at sector P16 suggests that the individuals belonged to a cow-calf group. If this is the case, and these animals did die together, then killing bison and fully processing their remains at the site would be a more plausible explanation of the characteristics of the assemblage of bison bone at the sector P16 site.

On the whole, the results of this examination of faunal remains from Magdalenian deposits at the sector P16 site at Solutré support many of the results produced during previous analyses of some of these remains (Berke 1989, Levine 1979, 1983, Olsen 1989, 1995). Both Berke (ibid.) and Olsen (ibid.) have already commented on the minimal utilisation of the remains of horse at Solutré, and the discrepancy between the large number of horses that apparently died here and the low number of horse remains with traces of butchery is the most unusual aspect of the assemblage of bones from sector P16. In my opinion, the low numbers of cut and other butchery marks is certainly not wholly due to bone preservation. Artistic depictions show that the Magdalenians were not only fully conversant with the appearance of living horses but also with horse anatomy, as can be seen in the sculpture of a de-fleshed horses head from the Magdalenien site of Mas d'Azil in France (Piette 1907). The low numbers of butchery marks, especially cut marks, could thus be due to the expertise of the Magdalenian butchers whose carcass processing left few traces behind on the bones, an argument also considered, but rejected by Olsen (1989).

The minimal processing of horse carcasses could be linked to the way in which horses were hunted, a theory that was also discussed by Olsen (1989). Researchers have long been preoccupied with the methods used to hunt horses at Solutré, and at the beginning of the 1990's the general opinion was that herds of horses were intercepted by the hunters in the valley below Solutré and driven up the slope towards the base of the face of the rock, possibly into a corral, where they were killed. Another alternative, and this is the one preferred in this paper, is Combier's theory (taken from an unpublished manuscript) that horses were simply ambushed as they skirted around the base of the rock following a migratory trail which had been used for generations (small-scale models currently exhibited in the museum at the site of Solutré depict this method of hunting horses at Solutré). Hunters waiting in ambush close to the trail would probably have killed as many horses as possible, before the rest of the herd panicked and took flight. This method of hunting would have produced many carcasses, from which perhaps only a few were selected for further processing.

Thanks

I would like to thank Jean Combier, the Service Régionale de l'Archéologie in Dijon and Genèvieve Lagardère and her team in the museum at Solutré for their help during my stay in Burgundy. Paul Pettitt (Oxford) kindly allowed me to use the unpublished Radiocarbon date. The figures and the plates were prepared by Regina Hecht (Monrepos).

Zusammenfassung

Bei dem Platz am Fuße des Felsens von Solutré handelt es sich ohne Zweifel um die berühmteste prähistorische Fundstelle Burgunds. In den mächtigen Ablagerungen der Fundstelle wurden bei Ausgrabungen fünf Kulturschichten freigelegt (Mousterian, Aurignacian, Gravettian, Solutrean and Magdalenian), die eine wiederholte Belegung des Platzes vom Mittelpaläolithikum bis zum Ende des Jungpaläolithikums reflektieren. Solutré ist als Platz interpretiert worden, an dem hauptsächlich Pferde gejagt, getötet und verarbeitet wurden. In diesem Beitrag werden Daten präsentiert, die während einer Untersuchung der Faunenreste der magdalenienzeitlichen Ablagerung des Abschnittes P16 ermittelt wurden. Im Zentrum des Beitrages steht die Skelettteilpräsenz, Altersstrukturen, Geschlechtsdemographie, die Jahreszeit des Todes und Modifikationsspuren in Form von Schnittspuren, Schlagspuren und Raubtierverbiss an Resten von Pferden, Rentieren und Wisenten. Die Untersuchungsergebnisse unterstützen die Annahme, daß die magdalenienzeitlichen Menschen hauptsächlich Pferde in Solutré jagten, jedoch ebenso Rentiere und Wisente in großer Zahl erbeuteten. Der Todeszeitpunkt der Pferde, Rentiere und Wisente legt nahe, dass der Platz wahrscheinlich zu unterschiedlichen Jahreszeiten genutzt wurde und Gruppen juveniler Rentiere und juvenile Wisente offenbar auf jahreszeitlicher Basis erbeutet wurden. Eines der Merkmale des faunistischen Inventars ist die geringe Anzahl der menschlich modifizierten Knochen und die vergleichsweise hohe Zahl der durch Raubtiere verbissenen Faunenreste.

References

Arcelin, A. (1977): Chasseurs de Rennes à Solutré. 2nd Edition. – Editions Bourgogne Rhône-Alpes. 1st Edition, Hachette, 1872.

Behrensmeyer, K. (1975): The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. – Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 164: 473–573.

Berger, J. (1983): Ecology and Catastrophic Mortality in Wild Horses: Implications for Interpreting Fossil assemblages. – Science 220: 1403–1404.

Berger, J. (1986): Wild Horses of the Great Basin. – In: G.B. Schaller (ed.) Wildlife Behaviour and Ecology. University of Chicago Press, Chicago and London.

Berke, H. (1989): Solutré-Peterfels-Pekarna-Kniegrotte. Schlachtspuren an Pferdeknochen. – Archäologische Informationen 12 (2): 180–194.

Binford, L. R. (1971): Bone frequencies – and attritional processes. – In: L. R. Binford (ed.) For Theory Building in Archaeology. Academic Press, Chicago.

Binford, L. R. (1981): Bones. Ancient Men and Modern Myths. – Academic Press, New York.

Brain, C. K. (1981): The Hunters or the Hunted? An Introduction to African Cave Taphonomy. – University of Chicago Press, Chicago.

Brooks, P. M. (1978): Relation between body condition and age, growth, reproduction and social status in impala, and its application to management. – South African Journal of Wildlife Research 8(4): 151–157.

Combier, J. (1956): Les Fouilles de 1907 à 1925. – Extrait des Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon. Nouvelle Série No. 2.

Combier, J. (1973): Unpublished site report.

Combier, J. (1976): Solutré. – In: Combier, J. & Thevenot, J.-P. (eds.) Bassin du Rhone. Paléolithique et Néolithique. Livret-Guide de l'Excursion A8. UISPP, Nice.

Combier, J. (unpublished manuscript): Solutré, Haut-lieu de la Préhistoire.

David, F. (1994): La Faune II. Le Bison: description autres espéces. – In: C. Farizy, F. David and J. Jaubert (eds.) Hommes et Bison de Paléolithique Moyen à Mauran (Haute-Garonne), CNRS Editions, Paris: 46–56.

Delibras, G., G. Guillier, M.-Th. Èvin & Y. Thommeret (1976): Datations absolut des dèpôts quaternaires et des sites préhistoriques par le méthode Carbone 14. – In: H. de Lumley (ed.) La Préhistoire Française I, 2: 1499–1514.

Gifford, D. P. & D. C. Crader (1977): A computer coding system for archaeological faunal remains. – American Antiquity 42 (2): 225–238.

Gordon, B. (1988): Of Men and Reindeer Herds in French Magdalenian Prehistory. – British Archaeological Reports 390. Oxford.

Grigson, C. (1982): Sex and age determination of some bones and teeth of domestic cattle: a review of the literature. – In: B. Wilson, C. Grigson and S. Payne (eds.) Ageing and sexing animal bones from archaeological sites. British Archaeological Reports, British Series 109: 7–23.

Habermehl, K.-H. (1961): Die Altersbestimmung bei Haustieren, Pelztieren und beim jagdbaren Wild. – Paul Parey, Berlin & Hamburg.

Haynes, G. (1982): Utility and skeletal disturbance of North American Prey Carcasses. – Arctic 35 (2): 266–281.

Haynes, G. (1983): A guide for differentiating mammalian carnivore taxa responsible for gnaw damage to herbivore limb bones. – Paleobiology 9 (2): 164–172.

Haynes, G. (1991): Mammoths, mastodonts and elephants. Behaviour, and the fossil record. – University Press, Cambridge.

Hufthammer, A. K. (1995): Age determination of Reindeer (*Rangifer tarandus* L.). – Archaeozoologia VII/2: 33–41.

Kreutzer, L. A. (1992): Bison and deer bone mineral densities: comparisons and implications for the interpretation of archaeological faunas. – Journal of Archaeological Science 19: 271–294.

Lam, Y. M., X. Chem & O. M. Pearson (1999): Intertaxonomic variability in patterns of bone density and the differential representation of bovid, cervid, and equid elements in the archaeological record. – American Antiquity 64 (2): 343–362.

Levine, M. A. (1979): Archaeo-zoological analysis of some Upper Pleistocene horse bone assemblages in western Europe. – Ph. D Dissertation, University of Cambridge.

Levine, M. A. (1982): The use of crown height measurements and eruption-wear sequences to age horse teeth. – In: B. Wilson, C. Grigson and S. Payne (eds.) Ageing and sexing animal bones from archaeological sites. British Archaeological Reports 109: 223–250.

Levine, M. A. (1983): Mortality models and the interpretation of horse population structure. – In: G. Bailey (ed.) Hunter-gatherer Economy in Prehistory. Cambridge University Press, Cambridge: 23–46.

Lott, D. F. (1979): Dominance relations and breeding rate in mature male bison. – Zeitschrift für Tierpsychologie 49: 418–432.

Lyman, R. L. (1985): Bone frequency: differential transport, in situ destruction and the MGUI. – Journal of Archaeological Method and Theory 12: 221–236.

Lyman, R. L. (1994): Vertebrate Taphonomy. – Cambridge University Press, Cambridge.

Marean, C. W. (1991): Measuring the postdepositional destruction of bone in archaeological assemblages. – Journal of Archaeological Method and Theory 18: 677–694.

Marean, C. W. & L. M. Spencer (1991): Impact of carnivore ravaging on zooarchaeological measures of element abundance. – American Antiquity 56(4): 645–658.

Marean, C. W., L. H. Spencer, R. Blumenschine & S. B. Capaldo (1992): Captive hyaena bone choice and destruction, the Schlepp effect and Olduvai archaeofaunas. – Journal of Archaeological Science 19: 101–121.

Miller, F. L. (1974): Biology of the Kaminuriak Population of barren-ground caribou. Part 2: Dentition as an indicator of age and sex, composition and socialization of the population. – Canadian Wildlife Service Report series 31. Ottawa.

Morrison, D. & P. Whitridge (1997): Estimating the Age and Sex of Caribou from Mandibular Measurements. – Journal of Archaeological Science 24: 1093–1106.

Olsen, S. L. (1989): Solutré: A theoretical approach to the reconstruction of Upper Palaeolithic hunting strategies. – Journal of Human Evolution 18: 295–327.

Olsen, S. L. (1995): Pleistocene Horse-Hunting at Solutré: Why Bison Jump Analogies Fail. – In: E. Johnson (ed.) Ancient Peoples and Landscapes. Museum of Texas Tech University, Lubbock, Texas: 65–75.

Piette, É. (1907): L'Art pendant l'Âge du Renne. – Leroux, Paris.

Prummel, W. (1987): Atlas for the identification of foetal elements of Cattle, Horse, Sheep and Pig. Part 2. – Archaeozoologia 12: 11–42.

Schmid, E. (1972): Atlas of Animal Bones. – Elsevier. Amsterdam, London, New York.

Sisson, S. & J. D. Grossman (1953): The Anatomy of the Domesticate Animal. – W. B. Saunders, Philadelphia.

Spiess, A. E. (1979): Reindeer and Caribou-Hunters. – Academic Press, New York, San Francisco, London.

Stiner, M. C. (1990): The use of mortality patterns in archaeological studies of hominid predatory adaptations. – Journal of Anthropological Archaeology 9: 305–351.

Todd, L. C. & J. L. Hofman (1987): Bison mandibles from the Horner and Finley sites. – In: G. C. Frison and L. C. Todd (eds.) The Horner site. The type site of the Cody Cultural Complex. Academic Press, Orlando, Florida.

Turner, E. (in press): An archaeozoological analysis of faunal remains from the Magdalenian horizon (sectors P16 and I11) at Roche de Solutré, France. – Jahrbuch Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Mainz.

Voorhies, M. (1969): Taphonomy and population dynamics of an early Pliocene vertebrate fauna, Knox County, Nebraska. – Contributions in Geology, Special Paper No. 1. University of Wyoming Press, Laramie.

West, D. (1997): Hunting Strategies in Central Europe During the Last Glacial Maximum. – British Archaeological Reports International Series 672. Archaeopress, Oxford.

Wilson, M. (1980): Population dynamics of the Garnsey site bison. – In: J. D. Speth and W. J. Parry (eds.) Late Prehistoric bison procurement in southeastern New Mexico: the 1978 season at the Garnsey site (LA-18399). Museum of Anthropology, University of Michigan, Technical Reports, 12. Ann Arbor.

Dr. Elaine Turner, Römisch-Germanisches Zentralmuseum, Forschungsinstitut für Vor- und Frühgeschichte, Forschungsbereich Altsteinzeit, Schloss Monrepos, D-56567 Neuwied

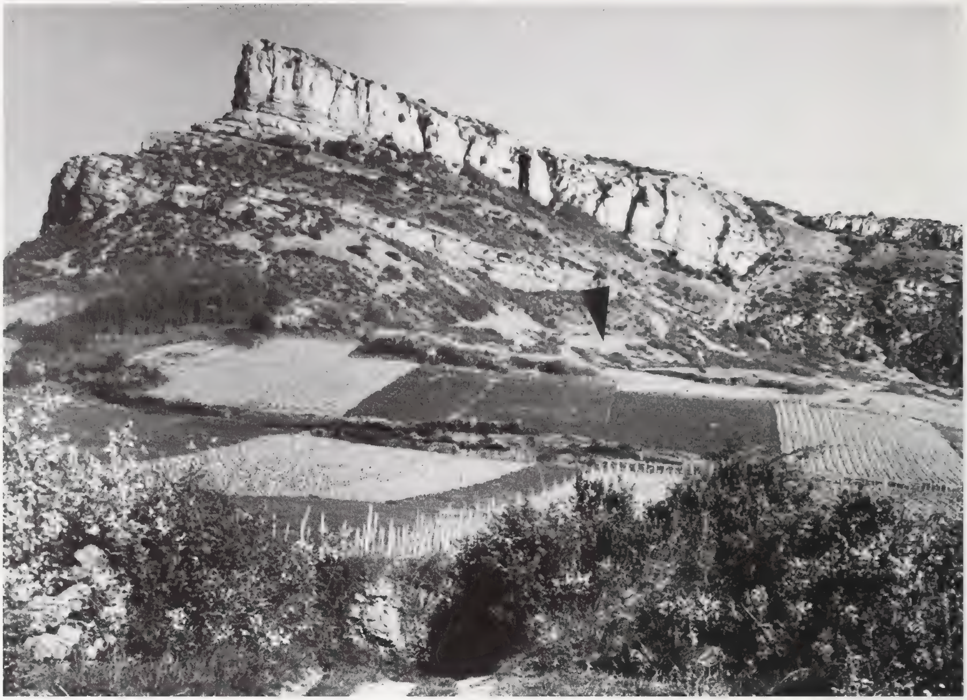


Plate 1. View of the southern cliff of the "Roche de Solutré". The site at the base of the rock is marked by an arrow.

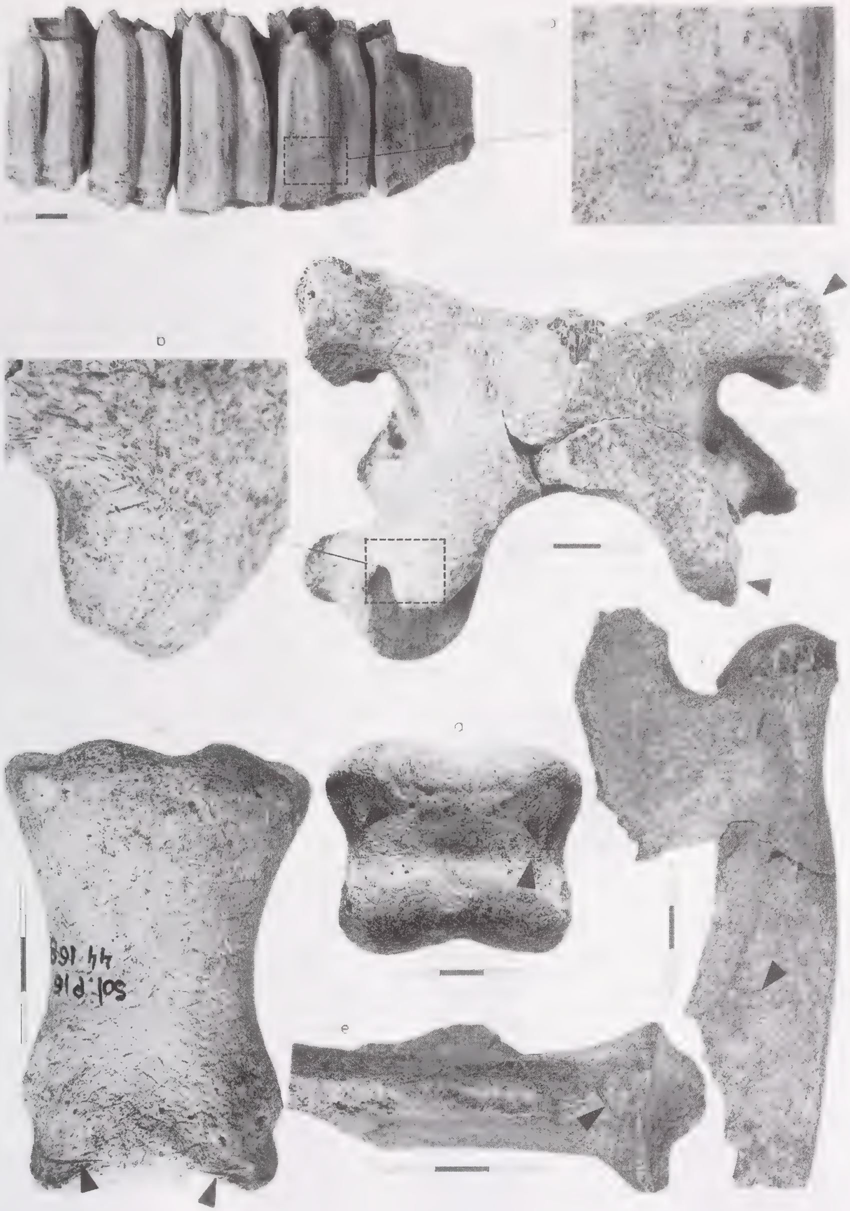


Plate 2. Cut marks on the bones of horse and reindeer. a: cut marks on the outer (buccal) surfaces of an upper P3 of horse. b: ventral face of an atlas vertebra of horse, showing traces of carnivore gnawing (arrows right) and cut marks produced during separation of the head from the neck (inset). c: cut marks produced during ?skinning or disarticulation circulating the distal end of a first phalange of horse. d: cut marks on the plantar face of a second phalange produced during tendon removal. e: cut marks around the distal end of a scapula of reindeer. f: cut marks across the ascending ramus of a mandible of horse.

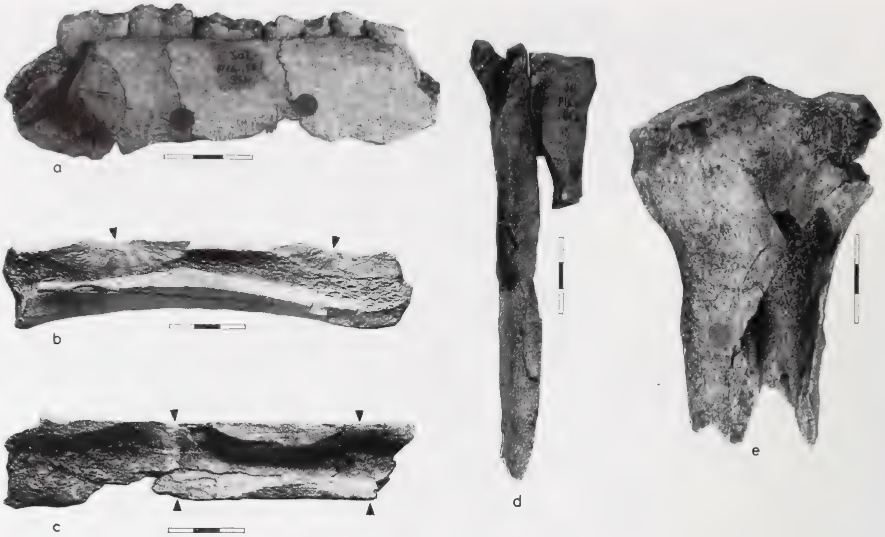
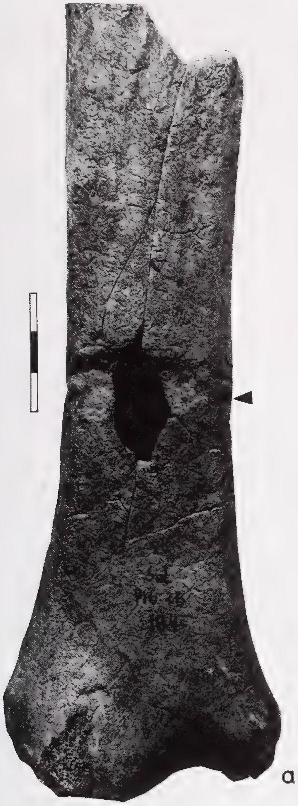
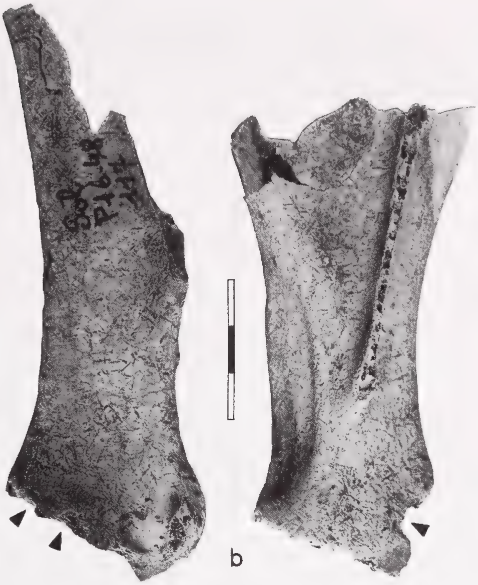


Plate 3. Impact notches on the bones of horse. a: two impact notches produced during extraction of marrow (marked by circles on the photograph) on the mandible of a horse. The teeth of this individual are very worn down, indicating an old animal. b: two well-preserved impact notches on the shaft of a radius of horse. The impact notch on the right side of the bone has been truncated by a fracture plane which removed the distal part of the shaft. c: opposing sets of impact notches on the shaft of a metatarsus of horse, indicating use of an anvil as a support (reflective percussion). d: conjoining fragments from the metatarsal of a horse showing fracture planes which split the proximal end into two halves. The impact notch is located on the left side of the shaft (circle). e: impact notch (circle) on the dorsal face of a radius, close to the proximal end. A large portion of the shaft has been removed in order to expose the marrow cavity.

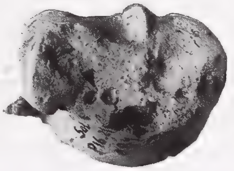
Plate 4. Traces of carnivore gnawing on the bones of horse, reindeer and bison. a: distal tibia of horse showing tooth furrows (arrow) and an opening – latter probably caused by the bone collapsing under pressure of the teeth – on the shaft. b: distal end of two scapulae of reindeer with tooth notching traces on the distal edge (left specimen) and on the tuber scapulae (right specimen). c: astragalus of reindeer with well-preserved tooth puncture marks (arrow). d: three femurs of bison showing typical traces of gnawing on the proximal and distal ends (arrows on left specimen) resulting in the "bone cylinder" form commonly found after the intensive carnivore gnawing of long bones. e: calcaneum of reindeer with tooth furrows at tip of corpus calcanei.



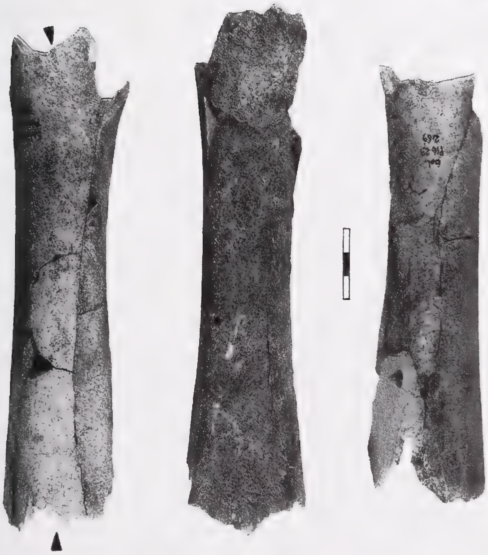
a



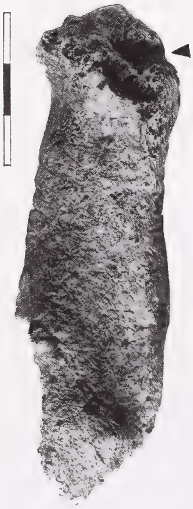
b



c



d



e

Appendix 1. Counts and percentages of skeletal elements and modifications of horse remains from sector P16. NISP = number of finds identifiable to species; MNI = minimum number of individuals; % MNI reckoned from highest MNI (MNI 45 = 100%); % cut, % impact and % gnawed reckoned from NISP per element. NISP counts in this table do not include fragmentary pieces eg. tooth fragments.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Skeletal element	NISP	MNI	% MNI	N Cut	% Cut	N Impact	% Impact	N Gnawed	% Gnawed
cranium	110	31	68.8	1	0.9	0	0	3	2.7
mandible	138	38	84.4	7	5.0	2	1.8	6	4.3
max. teeth	491	32	71.0	8	1.6	0	0	0	0
man. teeth	332	23	51.1	2	0.6	0	0	0	0
atlas	43	33	73.3	4	9.3	0	0	6	13.9
axis	28	22	48.8	0	0	0	0	1	3.5
cervical	153	30	66.6	0	0	0	0	11	7.1
thoracic	155	8	17.7	0	0	0	0	12	7.7
lumbar	116	18	15.5	0	0	0	0	17	14.6
sacrum	11	9	20.0	0	0	0	0	6	54.5
caudal	4	1	25.0	0	0	0	0	1	25.0
pelvis	156	45	100.0	1	0.64	0	0	20	12.8
rib	114	2	4.4	10	8.7	0	0	5	4.3
scapula	99	41	91.9	5	5.0	0	0	2	2.0
humerus	88	25	55.5	4	4.5	10	11.3	37	42.0
radius	94	25	55.5	2	2.1	6	6.3	11	11.7
ulna	32	17	37.7	2	6.2	0	0	9	28.1
carpals	89	16	35.5	1	1.1	0	0	0	0
mc 3	117	39	86.6	5	4.2	5	4.2	10	8.5
mc 2	17	10	22.2	0	0	0	0	0	0
mc 4	15	9	20.0	1	6.6	0	0	0	0
femur	107	24	53.3	4	3.7	3	2.8	30	28.0
patella	24	13	28.8	0	0	0	0	6	25.0
tibia	94	26	57.7	3	0.3	8	8.5	8	8.5
calcaneum	75	33	73.3	0	0	0	0	27	36.0
astragalus	87	39	86.6	2	2.2	0	0	6	6.8
tarsals	77	18	40.0	2	2.5	0	0	0	0
mt 3	94	31	68.8	1	1.0	10	10.6	5	5.3
mt 2	16	9	56.2	0	0	0	0	1	6.2
mt 4	17	11	64.7	1	5.8	0	0	0	0
P sesamoid	11	2	4.4	0	0	0	0	0	0
D sesamoid	8	2	4.4	0	0	0	0	0	0
phalange 1	147	42	93.3	2	1.3	0	0	7	4.7
phalange 2	153	34	75.5	1	0.6	0	0	10	6.5
phalange 3	189	27	60.0	1	0.5	0	0	3	1.5

Appendix 2. Counts and percentages of skeletal elements and modifications of reindeer remains from sector P16. NISP = number of finds identifiable to species; MNI = minimum number of individuals; % MNI reckoned from highest MNI (MNI 9 = 100 %); % cut, % impact and % gnawed reckoned from NISP per element. NISP counts in this table do not include fragmentary pieces eg. tooth fragments.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Skeletal element	NISP	MNI	% MNI	N Cut	% Cut	N Impact	% Impact	N Gnawed	% Gnawed
cranium	10	6	66.6	0	0	0	0	1	10.0
mandible	2	1	22.2	1	50.0	0	0	0	0
max. teeth	46	5	55.5	1	2.1	0	0	0	0
man. teeth	41	3	33.3	0	0	0	0	0	0
atlas	0	0	0	0	0	0	0	0	0
axis	2	2	22.2	0	0	0	0	0	0
cervical	2	1	11.1	0	0	0	0	0	0
thoracic	2	1	11.1	0	0	0	0	0	0
lumbar	1	1	11.1	0	0	0	0	0	0
sacrum	5	5	55.5	0	0	0	0	0	0
caudal	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pelvis	16	7	77.7	0	0	0	0	2	12.5
rib	0	0	0	0	0	0	0	0	0
scapula	11	5	55.5	3	27.2	0	0	5	45.4
humerus	9	5	55.5	1	11.1	0	0	4	44.4
radius	8	5	55.5	0	0	0	0	1	12.5
ulna	1	1	11.1	0	0	0	0	0	0
carpals	4	2	22.2	0	0	0	0	0	0
metacarpal	7	4	44.4	1	14.2	1	14.2	0	0
femur	9	3	33.3	2	22.2	1	11.1	1	11.1
patella	0	0	0	0	0	0	0	0	0
tibia	12	5	55.5	0	0	0	0	0	0
os mall	1	1	11.1	0	0	0	0	0	0
calcaneum	9	5	55.5	0	0	0	0	3	33.3
astragalus	16	9	100.0	1	6.25	0	0	1	6.2
tarsals	2	1	11.1	0	0	0	0	0	0
metatarsus	7	3	33.3	0	0	0	0	0	0
phalange 1	11	1	11.1	0	0	0	0	0	0
phalange 2	4	1	11.1	0	0	0	0	0	0
phalange 3	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Appendix 3. Counts and percentages of skeletal elements and modifications of bison remains from sector P16. NISP = number of finds identifiable to species; MNI = minimum number of individuals; % MNI reckoned from highest MNI (MNI 5 = 100%); % cut, % impact and % gnawed reckoned from NISP per element. NISP counts in this table do not include fragmentary pieces eg. tooth fragments.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Skeletal element	NISP	MNI	% MNI	N Cut	% Cut	N Impact	% Impact	N Gnawed	% Gnawed
cranium	2	1	40.0	0	0	0	0	0	0
mandible	3	2	40.0	0	0	0	0	0	0
max. teeth	14	4	80.0	0	0	0	0	0	0
man. teeth	13	3	60.0	0	0	0	0	0	0
atlas	2	2	40.0	0	0	0	0	0	0
axis	4	3	80.0	0	0	0	0	0	0
cervical	2	1	20.0	0	0	0	0	0	0
thoracic	1	1	20.0	0	0	0	0	0	0
lumbar	3	1	20.0	0	0	0	0	1	33.3
sacrum	0	0	0	0	0	0	0	0	0
caudal	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pelvis	8	3	60.0	0	0	0	0	2	25.0
rib	2	1	40.0	0	0	0	0	0	0
scapula	2	1	20.0	0	0	0	0	0	0
humerus	9	4	80.0	1	11.1	2	22.2	4	44.4
radius	3	2	40.0	0	0	0	0	2	66.6
ulna	4	1	20.0	0	0	0	0	0	0
carpals	9	2	40.0	0	0	0	0	0	0
metacarpal	8	5	100.0	0	0	1	12.5	0	0
femur	7	2	40.0	1	14.2	0	0	4	57.1
patella	1	1	20.0	0	0	0	0	0	0
tibia	5	3	60.0	0	0	1	20.0	0	0
os mall	0	0	0	0	0	0	0	0	0
calcaneum	2	1	40.0	0	0	0	0	1	50.0
astragalus	4	3	60.0	0	0	0	0	0	0
tarsals	5	3	60.0	0	0	0	0	1	20.0
metatarsus	5	2	40.0	0	0	0	0	1	20.0
sesamoids	1	1	20.0	0	0	0	0	0	0
phalange 1	8	1	20.0	0	0	1	12.5	2	25.0
phalange 2	5	1	20.0	0	0	0	0	1	20.0
phalange 3	7	1	20.0	0	0	0	0	1	14.2

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 183–198	Bonn, Dezember 2002

On the incised cattle scapulae from the East Mediterranean and Near East

David S. Reese

Abstract. This paper is concerned with a type of worked bone object described from Late Bronze Age and Iron Age Kition in southern Cyprus by Günter Nobis over 15 years ago. The present paper puts these bone objects (sometimes thought to be musical instruments, tallies for record keeping, instruments of prophecy, or simply tools) in their wider chronological and geographic context, and includes a catalogue of those known to date.

Key words. Cyprus, East Mediterranean, Near East, worked bone, scapulae.

Among the many zooarchaeological papers published by Günter Nobis are reports on the fauna from the sanctuaries at Kition and Tamassos on Cyprus (Nobis 1976–77, 1985, 2000; Nobis & von Lehmann 1979; von Lehmann & Nobis 1979). While most of the faunal material from these two sites are the normal domestic animals, there are several rarer or exotic forms and man-made items from Kition that are of particular interest. These include a *Cervus elaphus* antler (Nobis & von Lehmann 1979, Nobis 1985: 426; most Cypriot deer remains are *Dama mesopotamica*), ostrich eggshells (Nobis 1985: 427; Reese 1985: 371–82), two hippopotamus teeth (Nobis 1985: 427; Reese 1985: 391–98, 1998), two elephant molars (Reese 1985: 398–404; Karageorghis 2001: 15), an imported tortoise carapace holed in the center of the shell (Nobis 1985: 428; Reese 1985: 409–13), imported Red Sea shells (Reese 2001), and about 15 *Bos taurus* scapulae with cut incisions (Nobis 1985: 423; 2000: 124–25). It is these incised bones that will be addressed in this paper (Fig. 1).

Nobis only notes a small portion of the presently known corpus of incised scapulae: 9 of 15 from Kition, only Enkomi examples from the Sanctuary of the Ingot God, Myrtou, Byblos in Lebanon, and Norşuntepe in Turkey. Here I provide a complete catalogue of all examples known to me to date. It should be noted that continued excavations at Polis and Athienou, as well as at other sites, will certainly produce additional examples. Also, sometimes older excavations have yielded these items which only recently have been recognized as part of this corpus (Çayönü and al-Judaidah in Turkey, Tell Tuneinir in Syria, Tell Abu Hawwam in Israel, Jericho in the West Bank, Haji Firuz Tepe in Iran).

While most of the incised bones discussed here are scapulae there are also some other elements which are incised. The earliest of the incised bones in the Near East come from various caves on Mount Carmel in Israel: Mousterian levels in Kebara cave yielded an incised *Gazella/Dama* shaft fragment (Davis 1974: 181, fig. 1) and Lower Natufian levels here produced an "elongated piece of polished bone decorated with incisions along the edge" (Turville-Petre 1932: 272). The Upper Mousterian to Natufian Abu Usba cave produced two bone fragments with 4+ and 12+ incisions

(Steklis & Haas 1952: 28, figs. 15:4, 6). The Upper Paleolithic or Epipaleolithic at Ksar 'Akil in Lebanon produced a gazelle or ovicaprid metapodial fragment with about 35 incisions along its length (Tixier 1974).

Most of the incised scapulae come from Cyprus and the Levant but there are also examples from as far away as Neolithic Iraq and Iran and from Iron Age Spain. Their geographic distribution by major period includes: Upper Paleolithic (Israel), Epipaleolithic (Turkey), Neolithic (Turkey, Lebanon, Iraq, Iran), Chalcolithic or Early Bronze Age (Turkey, Israel), Early or Middle Bronze Age (Syria), Middle Bronze Age (Turkey), Late Bronze Age (Cyprus, Syria, Iraq), Iron Age (Cyprus, Turkey, Syria, Israel, Spain).

While there are so far no incised scapulae known from Egypt, there is an incised *Bos* proximal metacarpus with 26+ incisions from Tell el-Dab'a (Avaris) in the Delta (Bietak 1985: 6 [3187], fig. 4: 4, pl. III: 3187).

A significant number of incised scapulae come from Late Bronze Age and Iron Age sanctuary sites (Kition, Myrtou, Enkomi, Limassol, Polis, and Athienou on Cyprus and Tell Miqne in Israel).

It is worth noting that sometimes incised scapulae are found in association with unincised scapulae, as at Kition (1), Myrtou Pigadhes (*c*9) and Enkomi (6+) on Cyprus and at the Tell Miqne sanctuary (1) in Israel. Maybe these bones were cached to be incised at a later date.

Sometimes the sites with incised scapula also have another type of incised bone: Neolithic Girikihaciyan (7 scapulae, 1 other), Neolithic Çayönü (1 scapula, 1 other), Neolithic Byblos (2–3 scapula, *c*2 other), EB Tell al-Judaidah (1 scapula, 1 other), LB Ras Shamra (1 scapula, 2 others), LB to Iron Age Kition (15 scapulae, 1 rib), and LB II to Iron Age Tell Miqne (13 scapulae, 6 others). This suggests that in some cases the bone element utilized was not particularly important.

From Palaepaphos on Cyprus comes a Cypro-Archaic bone (said to be a rib) with *c*18 incisions and also a broken engraved decoration including the wing of a ?sphinx (Erdmann 1977: 87, pl. XII: 739). The decoration on this piece is very similar to that found on a contemporary *Bos* scapula from Tell Dor in Israel. This bone (in addition to the 4 incised scapulae from Dor) is not incised but has an engraved maritime decoration on it, an inscription with of 15 characters in the Cypro-Syllabic script, and a hole made in the distal portion of the *spina scapulae* (Stern 1994b). The engraving on the Palaepaphos and Dor bones recalls that found on other Near Eastern Iron Age objects: ivories (Barnett 1957; Bunnens 1997), engraved *Tridacna* shells (Stucky 1974; Reese 1988, Reese & Sease 1993), some stone cosmetic palettes (Sease & Reese 1994), and metal bowls (Markoe 1984; Falsone 1992). It should also be noted that an incised scapula from the Polis-Peristeries sanctuary on Cyprus has 4 characters in the Cypro-Syllabic script.

Some authors feel that the incised scapulae are musical instruments (where a *plectrum* of bone, wood, or other material is scraped along the incised area; Dunand 1973: 75; Courtois in Webb 1977: 78; von den Driesch & Boessneck 1981: pl. 3, 1985; Otte et al. 1982; Nobis 1985: 424, 2000: 125; Becker 1988: 381-83; Caubet 1987: 735, 1996: 12, 26; Karageorghis 1990a: 67, 1990b; Dunham 1994; Dothan 1998: 155; Stager 2000), tallies for record keeping (du Plat Taylor 1957: 78), counting bones or musical instrument (Redman 1973: 258), tools or musical instruments (Watson & LeBlanc 1990: 93), tools (Starr 1939: 488), or possibly items used in divination or prophecy (scapulomancy or omoplatoscopy; Webb 1977: 79–80, 1985: 325–27; Stern 1994: 6).

At Kition the association of one LC IIIA incised scapulae (no. 5036) with a unique *Bos* astragalus drilled through the center dorso-plantarly and latero-medially and filled with lead (Reese 1985: 382, pls. B: 5, CXXXV: 5474) may suggest that scapulae and astragali were used together in divination. The small bronze kidney or liver model (Karageorghis 1971, Karageorghis & Demas 1985: pls. CVI: 2409, CLXXXVI: 2409) and the worked *Conus* shells may suggest that various types of divination were practiced at Kition, including scapulomancy, astragalomancy, and cleromancy (divination by casting lots) (Reese 1985: 389).

Only Karageorghis is positive of the use of the incised scapulae: "We accept without hesitation the proposal made by others that scapulae were used to produce music by rubbing the notched edge with a piece of wood or bone" (1990a: 67) and "The sound is very clear and acute, and when played rhythmically it produces the sort of 'music' one might expect to accompany a religious dance" (1990b).

Catalogue

CYPRUS

Kition (all Area II)

no. 5383; Between Floors IIIA and III, Courtyard C, south of Temple I; LC IIIA

Bos scapula fragment, L 155, 7 surviving incisions, av. L 7, av. W 1, regularly spaced 5–6 mm apart, along posterior border of ventral face, incised area polished (Webb 1985: 317, pl. A: 1; Karageorghis & Demas 1985: pls. CXXI, CXCVI).

no. 5036; Floor III, Courtyard C, immediately to the south of the westernmost block of the south wall of Temple 1; LC IIIA

Bos scapula, right, rather complete, F glenoid, L 220, 14 surviving incisions, av. L 12, av. W 1, regularly spaced 3–4 mm apart, along posterior border of ventral face, incised area polished (Webb 1985: 317, pl. A: 2; Karageorghis & Demas 1985: pls. CXXXV, CCIV; Nobis 1985: 423 [as LC IIIA], 2000: 124 [as Iron Age]) (Fig. 1b).

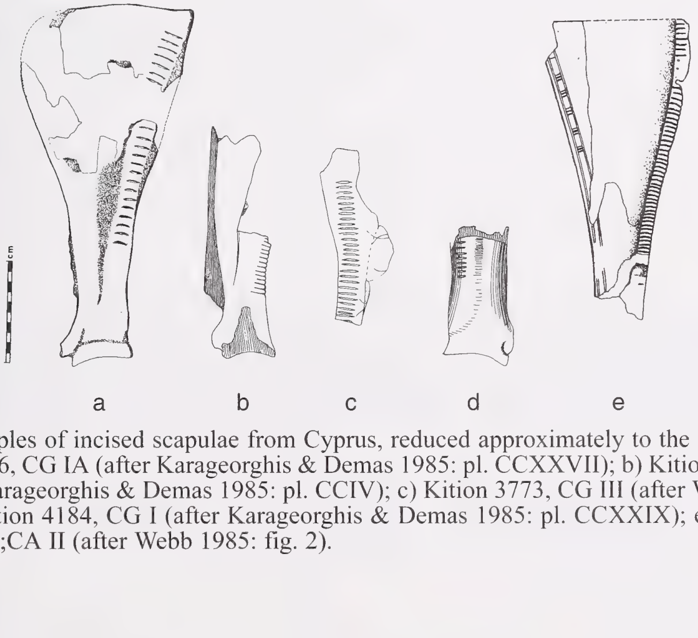


Fig. 1. Examples of incised scapulae from Cyprus, reduced approximately to the same scale. a) Kition 3816, CG IA (after Karageorghis & Demas 1985: pl. CCXXVII); b) Kition 5036, LC IIIA (after Karageorghis & Demas 1985: pl. CCIV); c) Kition 3773, CG III (after Webb 1985: fig. 1); d) Kition 4184, CG I (after Karageorghis & Demas 1985: pl. CCXXIX); e) Limassol *Komissariato*;CA II (after Webb 1985: fig. 2).

no. 3691A (different scapula from 3691B and C); Well 7 in paved courtyard immediately to the east of Temple 4; LC IIIA

Bos scapula, right, F glenoid, L 135, 6 surviving incisions, av. L 15–20, av. W 1.5, regularly spaced 4–6 mm apart, along posterior border of ventral face, incised area polished (Webb 1985: 317, pl. A: 3 left; Nobis 1985: 423; Karageorghis 1999: pl. CXCII [as unstratified]).

no. 3691B (different scapula from 3691A and C); as 3691A

Bos scapula fragment, L 59, 7 surviving incisions, L 8–10, av. W 2, regularly spaced 5–6 mm apart, on ventral face; Webb says polished while Karageorghis calls it wear (Webb 1985: 317, pl. A: 3 right; Karageorghis 1990).

no. 3691C (different scapula from 3691A and B); as 3691A

Bos scapula fragment of posterior border, L 33, 3 surviving incisions and traces of a fourth, L 20, av. W 2, regularly spaced 6–7 mm apart, on ventral face; Webb says polished while Karageorghis calls it wear (Webb 1985: 317–18, pl. A: 3 center; Karageorghis 1990).

no. 3816; Floor I, Temple 5, Room 58; CG IA

Bos scapula, right, F glenoid, rather complete, L 350, 21 surviving incisions, L 15–25, av. W 1.5, regularly spaced 8–13 mm apart, along posterior border of ventral face, incised area polished (Webb 1977: 75 [as from a bothros], pl. XXVII: 1, 1985: 318, pl. A: 4; Karageorghis & Demas 1985: pls. CLXVII, CCXXVII; Snodgrass 1994: pl. 5: 1 [as from a bothros]; Nobis 1985: 423, 2000: pl. 34: 1 [but not noted in text]) (Fig. 1a).

no. 4184; Bothros 20 (material from Floor I, Temple 5); CG I

Bos scapula fragment, right, F glenoid, L 138, 8 surviving incisions, av. L 10, av. W 1, regularly spaced 3–4 mm apart along posterior border of ventral face, incised area polished (Webb 1977: 75, 1985: 318, pl. A: 5; Karageorghis & Demas 1985: pls. CLXXV, CCXXIX; Nobis 1985: 423) (Fig. 1d).

no. 3773; Floor 3, Room 45; CG II (9th c.)

Bos scapula fragment, left, posterior border and central area, L 160, 27 surviving incisions, L 15–18, av. W 1.75, regularly spaced 3–5 mm apart, along posterior border of ventral face, incised area polished. Above the incisions in the center of the ventral face, two compass-drawn overlapping arcs are lightly incised. A third curving incision appears to the right and the lower parts of two more immediately above the incisions to the extreme right. All appear to have originally extended toward the anterior border (Webb 1985: 318, fig. 1, pl. A: 6, 1977: 75 [as Temple 4 early floor]; Karageorghis 1999: pl. CXXXVIII, 2001: 60; Nobis 2000: 124) (Fig. 1c).

no. 4650; Floor 3, Courtyard B – Street; CG III–CA I

Bos scapula fragment of posterior border, L 45, 6 surviving incisions, L 11, av. W 1, regularly spaced 4–6 mm apart, along posterior border of ventral face, incised area polished (Webb 1985: 318, pl. B: 2; Karageorghis 1999: pl. CXXXVIII, 2001: 85; Nobis 2000: 125).

no. 4673; Bothros 23+13, east of Temenos B, material of Floor 3; CG III to CA I

Bos scapula, left, reconstructed L 160, 15 surviving incisions, L 16–19, av. W 1.7, regularly spaced 3–5 mm apart, along posterior border of ventral face, incised area polished (Webb 1985: 318, pl. B: 3; Nobis 2000: 124; Karageorghis 2001: 68).

no. 4371, Between Floors 3 and 2A, Room 45A; CG III to CA I–II

Bos scapula fragment, pres. L 50, has 4 incisions (Karageorghis 1999: pls. XXIX, CXL, 2001: 15).

no. 3696; Floor 2A, Bothros 17; CA I–II

Bos scapula, right, fragment of posterior border, central region, and part of anterior border. Reconstructed L 88, 10 surviving incisions, L 10–12, av. W 1, irregularly spaced 2–6 mm apart, along posterior border of ventral face. Between the major incisions are a number of small, very lightly engraved grooves. At least 9 barely visible, short, parallel incisions appear also on the surviving region of the anterior border; Webb says polished while Karageorghis (1990) calls it wear (Webb 1985: 318, pl. B: 4; Karageorghis 1990, 1999: pls. XXXVII, CXLIX, 2001: 70; Nobis 2000: 125).

no. 532; Floor 2, Courtyard C, Square H8; CC I–II

Bos scapula, right, posterior border of ventral face has 40 regularly spaced incisions with traces of at least another 5. Reconstructed L 230, av. L 10, av. W 1, incised area polished

(Webb 1977: 76, 1985: 319 [as Temple I], pl. B: 5, 1977: pl. XXVII: 2; Snodgrass 1994: fig. 5: 2; Nobis 2000: 125; Karageorghis 2001: 2).

no. 2201, Floor 2, Bothros 9; CC I–II

Bos scapula fragment, both ends broken off, L 104, at least 36 incisions survive plus a few shallower incisions (Karageorghis 2001: 63).

no. 1789; Between Floors 2 and 1, Temple 1, Room VIII; ?CC

Bos scapula fragment, broken at either end, L 70, 12 deep incisions, rounded area between incisions, considerable wear along the edge (Karageorghis 1990b: fig. 3, 1999: pl. LXXXII; 2001: 2).

Unincised scapula

no. 3773A; Room 45, Floor 3; CG II (9th c.)

Bos scapula, left, F glenoid, reconstructed L 210. Found with no. 3773 (Webb 1985: 318, pl. B: 1; Karageorghis 1999: pl. CXXXVIII, 2001: 60).

Incised rib

Bothros 6A, material from the reuse of Temple 1, CC

Rib, L 75, one side is divided in two by an incision, one of these ends has 10 incisions 4–6 mm apart with a L of 5 mm (Webb 1985: 322).

Myrtou *Pigadhes* (Area VI) (Period VI, LC III, 12th c. B.C.)

Fragmentary scapulae from a group of rooms to the east of the sanctuary. They are either from a sanctuary storeroom or discarded material from a sanctuary.

Room 16 – *Bos* incised scapula (du Plat Taylor 1957: 21, no. 371; 3 fragments, two attaching, one fragment with 8 incisions and the other with 4, L 55 x 33, W 20, in the Museum of Classical Archaeology, Institute of Archaeology, University College London, no. 53/1409; pers. comm. from Mrs. Naomi Mott, Curator, 5 November 1996).

Room 17 – 2 *Bos* unmodified scapulae (du Plat Taylor 1957: 21, #435–436; both are in the Nicholson Museum, University of Sydney [435 is NM 53.194]).

Room 20A – pile of 7 unmodified scapulae on the floor (du Plat Taylor 1957: 21, #421; she notes that all are in the Otago Museum in Dunedin, New Zealand, but none are present according to Dimitri Anson, Head of Humanities there; pers. comm, 3 April 1997). Another pile of very decayed scapulae was found on a plaster ledge to the south of the room (du Plat Taylor 1957: 21, no number). One fragment (M.51 or no. 2) of a right scapula is L *c*200 and has 25 incisions (Zeuner 1957: 100, 1958: 134).

Room 20B – 4 incised scapulae on the plaster floor (du Plat Taylor 1957: 21, no numbers).

The Room 20A incised scapula or one of those from Room 20B is in Dunedin (Reg. no. E52.31: "2 fragments of shoulder blades with notches", probably of the same piece).

The incised scapulae have from 4 to 45 incisions and are 50 to 150 long (Seton-Williams 1957: 78). One example with 23 regular incisions and broken at one end (unclear which one) is illustrated (du Plat Taylor 1957: pl. Vd).

There is also 1 incised rib, not illustrated (Zeuner 1957: 100; Webb 1977: 75, 1985: 322).

(du Plat Taylor 1957: 21; Zeuner 1957:99-100, 1958: 134; Webb 1977: 75, 1985: 320).

Enkomi

Enk 195, Sondage XL VIII

Bos scapula fragment with 16 incisions: one group of 8 spaced close together and another group of 8 which are longer and further apart. Published as sheep. "Morceau d'os animal gravé: fragment d'omoplate de mouton, avec série d'enoches incisées sur une face convexe. 7 cm x 2 cm. Enkomi 1958, inv. 195. Sondage XL VIII, point 39 à 0.70 m de profondeur" (Schaeffer excavation, 1958) (Courtois 1984: 59 no. 566, fig. 19: 6).

Enk 1107, Area III, Room 4 (along City Wall), Γ-Δ 22–24 east, between Floors I–II (almost on Floor II), Level IIIB; LC IIIA2

Bos scapula, 10 deep parallel incisions (maybe more), broken at either end, L 58.5, W 48.5 (Dikaios 1969: 293–94, pls. 135: 69, 168: 60, 1971: 467, 734 [as a fragment of a bone handle]; Webb 1977: 75, 1985: 321; personal analysis).

Sanctuary of the Ingot God (LC IIIB, 11th c.)

On the north bench there were fragments of incised scapulae; on the floor beneath the bench were many more fragments of incised and unworked scapulae (fig. 113); several almost complete examples found in the middle of the floor; another incised group found in a niche in the north bench (figs. 109, 110), for a total of 27+ worked scapulae: Number 1117 (incised scapula, F glenoid); 1211 (incised scapula, F glenoid); 1258 (F glenoid); 1326 (incised, may not be a scapula); 1327 (incised scapula); 1327B (?unmodified); 1327C (?unmodified); 1329; 1330A; 1330B; 1331; 1333A (fragment); 1333B; 1333C; 1333D; 1334 (under stone); 1335A; 1336B (Courtois 1971: 258, 277–80, figs. 97, 109, 110 right [2 incised scapulae in situ], 113 [8 incised scapulae or fragments and probably 6 unmodified scapulae], 114, 128 [6 incised scapulae; 1963 season]; Webb 1985: 320–21).

Area of the Sanctuary of the Ingot God

"Ainsi, dans la région du sanctuaire du Dieu au lingot, les puits 222 (pt. top. 1673) et 218 (pt. top. 1386) ont-ils livré des bucrânes de taureaux, des bois de cervidés et un omoplate à encoches incisées (pl. XV:6) objets caracteristiques du colte pratiqué dans le sanctuaire" (Courtois 1986: 56, pl. XV:6).

Has F glenoid, 18+ incisions, some evenly spaced but toward *margo vertebralis* they are wider apart. It looks like three separate phases of incising: from glenoid: 3, 8, and 7 incisions. This scapula, excavated in 1967, Quartier SE, puits 218 (D.E.) was stored in the French excavation storeroom at the site and it is unknown if it is still there.

Limassol *Komissariato*; no. 176(101/54); CA II sanctuary

Scapula broken at either end, L 220, 47 incisions preserved on the anterior border (*margo cervicalis*); posterior border (*margo thoracius*) has two pairs of parallel incisions made along the length of the bone, divided into sections by groups of three perpendicular incisions (Webb 1977: fig. 17, pl. XXIII, 1985: 321, fig. 2; Snodgrass 1994: 171, fig. 4) (Fig. 1e).

Palaepaphos; from Persian siege mound; CA

Bone (said to be a rib), L 64, max. W 14, with 15 parallel incisions and traces of 3 more and fragmentary engraved decoration including the wing of a ?sphinx (Erdmann 1977: 87 [as a comb], pl. XII: 739; Webb 1985: 321–22).

Palaepaphos *Teratsoudhia*

Tomb 104, Chamber P (possibly debris dumped from a sanctuary, with mixed material dating from the Chalcolithic to the CA), 3 fragments from 1 incised *Bos* scapula, traces of scraping wear on transverse incisions on 88A-B; L: 100 (A), 99 (B), and 70 (C) (Karageorghis 1990a: 39 [nos. 88A-C], 67, pls. XXVII, LX).

Stylli village, Famagusta district

CM 1933/III–5/35; 10 very small incised bone fragments and 1 unincised fragment; at least 8 and possibly 10 individual scapulae are represented by the fragments, all probably scapulae incised along either the posterior or anterior border of the ventral face (Webb 1985: 322, pl. B: 6).

Polis *Marion* (personal analysis)

Sanctuary A.H9 (CA I–II)

A.H9 V17, Stratum 1, pass 3 (1984)

Bos scapula fragment, incised, eroded.

A.H9 V15, Level 4, pass 1 (9 July 1986)

Bos scapula fragment, incised, eroded.

A.H9 V15, Level 5, pass 2 (13 July 1986)

Bos scapula (3 fragments), incised, eroded.

Sanctuary B.D7 (Polis-Peristeries) (Smith 1997) (CA I–II, 7th–6th c. B.C)

B.D7 r14, Sq. DIV, Lev. 14, Pass 1 (1995), Find 371, NB 1995/1, p. 113, R17793.0, BI3013

Bos scapula fragment, incised, small piece.

B.D7 r14, Sq. CIV, Lev. 14, Pass 2 (16–17 July 1995), Find 469, NB 95/2, p. 84, Find NB 95/1, p. 137
Bos scapula fragment, incised, poorly made.

B.D7 r14, Sq. D4, Lev. 14, Pass 3 (1995), Find 525, NB 1995/3, p. 34
Bos scapula fragment (2 pieces), incised, very fresh incisions.

B.D7 r14, Sq. CVI, Lev. 3, Pass 2 (1996), Find 93, NB p. 52, FNB p. 28, R19766, BI3446
Bos scapula, irregular incisions, worn.

B.D7 r14, Sq. D3 (almost at bottom of *bothros*), Lev. 7, Pass 2 (1996), Find 328+329, NB I, p. 158, Find NB p. 76+77, R20396, BI3670
Bos scapula, F glenoid, fresh incisions, has 4 Cypro-Syllabic signs.

B.D7 r15, Sondage I, Lev. 40, Pass 8 (1991), Find 495, NB III, p. 32, FND I, p. 141, R13248, BI2000
Bos scapula, F glenoid, incised.

B.D7 r17, Lev. 4, Pass 4 (1988), P18, Find 599, Δ.1.38, R16116, BI2481
Bos scapula, 6+ incisions, worn fragment.

Athienou *Malloura*, sanctuary; CA–CC (mainly 6th–5th c. B.C.) (personal analysis)

EU 4, E 6792, N 6137, SU 427, 7/17/98
Bos scapula – 5 fragments, largest piece is L 66.5 and has 7 incisions, four other pieces have 4, 1, 1, and 1 incisions.

EU 10, E 6797.5, N 6150, SU 1099.155, 7/15/98 (AAP–AM–#1726)
Scapula fragment – broken down center, 6 or 7 incisions, incision L 9.25+ and W 1.25, incisions roughly regularly spaced about 6.0 apart, L 32.0, W 23.0.

EU 10, E 6798, N 6151, SU 1079.158, 7/1/98
Scapula fragment – small piece, 5 incisions, incision W 0.75, *c*3.25 between incisions, L 14.25, W 5.25.

EU 10, E 6798, N 6151, SU 1099.155, 6/26/98
Scapula fragment – 3 pieces, at least 10 incisions, L 63.25, W *c*34.0 (badly encrusted).

EU 10, E 6798, N 6151, SU 1099.155, 6/26/98 (AAP–AM–1730; probably joins 1725)
Scapula fragment – worn, broken down center of incisions, 6 or 7 incisions, incision L 9.5+ and W *c*1.0, L 46.0, W 10.0.

EU 10, E 6799.35, N 6151.355, SU 1099.155, 6/25/98 (AAP–AM–1725; probably joins 1730)
Bos scapula – broken down center of incisions, 10 regularly spaced incisions, incision L 12.75 and W 1.0, 4.5–5.0 between incisions, L 84.25, W 32.25 (encrusted).

EU 10, E 6799.94, N 6150.06, SU 1099.158, 7/15/98 (AAP–AM–1727; joins 1728)
EU 10, E 6798, N 6150, SU 1099.158, 7/15/98 (AAP–AM–1728; joins 1727 and 1731)
EU 10, E 6798, N 6150, SU 1099.158, 6/30/98 (AAP–AM–1731; joins 1728)
Bos scapula – F glenoid, left, 18 incisions on back of *margo thoracius*, incisions regularly spaced but now worn or broken, incision L 9.25 and W 1.25, L *c*140, GLP 47.0, LG 40.5, SLC 36.75, BG 31.75.

EU 10, E 6798.75, N 6150.71, SU 1099.155, 6/26/98 (AAP–AM–1724)
Scapula fragment – broken, nicely made, 9 incisions, incisions deep and rather evenly spaced, incision L 8.25 and W 1.5–1.75, L 68.25, W 18.75.

EU 10, E 6799, N 6150, SU 1099.155, 7/15/98 (AAP–AM–1729)
Ovis/Capra-sized scapula – 8+ very light incisions, L 53.25, W 14.0 (encrusted).

EU 10, E 6800.51, N 6151.48, SU 1099.167, 6/11/98 (AAP–AM–1284)
Scapula fragment – broken at both ends and down center of incision, 10 incisions, incision L 8+ and W 0.75, incisions rather nicely made and regularly spaced roughly 5 apart, L 43.75, W 19.25.

EU 10, Clean-up, SU 1099.164, 6/12/99 (AAP–AM–1740)
Bos scapula fragment – broken at either end, 4 incisions, L 32.75, W 22.0, incision L 9.5 x W 1.0, *c*5.75 between incisions.

EU 18, E 6786.20, N 6141.35, SU 1822, 6/26/98 (AAP–AM–1712, joins 1711)
EU 18, E 6786.36, N 6140.82, SU 1822, 6/23/98 (AAP–AM–1711, joins 1712)

Bos scapula fragment – broken at either end, 44 incisions, incision L 12.25–17.25, incision max. W 1.25, L *c*140, W *c*18.25.

EU 18, E 6789.71, N 6141.88, SU 1829, 7/7/98 (AAP–AM–1713)

Scapula fragment – 3 joining pieces, 12 incisions, L 48.25, W *c*17.0, incisions regularly spaced 4.5–5.0 apart.

EU 24, SU 2428, SMU 6795/6143, 6/25/99

Scapula fragment – 2 pieces, largest L 27.5 with 1 incision and maybe a 2nd, other bone L 12.25, W 11.5 with 2 incisions.

TURKEY

Öküzini cave, southwestern Turkey; Stratum VI, (c. 10,500 B.C.)

One large mammal scapula (F), partly broken, has *c*20 light incisions along one edge as well as a pattern of linear engraving on the same side (Yalcinkaya et al. 1995: 575, fig. 6: 14).

Girikihaciyan, southeastern Turkey; Neolithic (Halafian, 5500–5000 B.C.), said to be used as tools or perhaps musical instruments: "The notched surfaces are covered with a great number of light striations running parallel to the notches, which were probably made during manufacture. The surfaces are highly polished, resulting in the rounding of the areas between the notches and thus suggesting that this polishing was performed by a soft material. This situation is confirmed by the lack of transverse striations large enough to be visible through a hand lens. The greatest number of incisions on any one piece is 30, but no specimen is complete" (Watson & LeBlanc 1990: 93).

A8–9 – *Ovis* scapula fragment, minimum of 30 incisions, each about 5 mm long and 1 deep; from Fill (Watson & LeBlanc 1990: 94).

E4N2 6-0 - *Ovis* scapula fragment, slightly polished, 13 incisions, most of them about 3 mm long and 2.5 deep; from Fill (Watson & LeBlanc 1990: 94).

E7N9 15–3 (#1248) – *Bos* scapula fragment, articulation at one end, other end broken at one of the incisions, 11 incisions, each about 20 mm long and 2 or less deep, incisions not as regularly spaced as on other specimens; from Pit (Watson & LeBlanc 1990: 94, fig. 6.6: 2).

E7N9 15–3 (#1249) – *Bos* scapula fragment, broken at both ends (one break is at incision), showing 29 incisions, each about 25 mm long and 1 deep, extremely highly polished; from same pit as #1248 (Watson & LeBlanc 1990: 94, fig. 6.6: 3).

W2S5 24–8 – *Bos* scapula fragment, articulation at one end, other end broken off at incision, 11 incisions, each about 20 mm long and 1 deep; from Living area (Watson & LeBlanc 1990: 94).

W2S5 33–1 (#1561) – *Bos* scapula fragment, 25 incisions, each about 20 mm long and 0.8 deep, polished on much of the incised surface, polish is greater in area where specimen is broken; from Trash or Rubbish area (Watson & LeBlanc 1990: 94, fig. 6.6: 1).

W2S5 33–0 – *Bos* scapula fragment, broken at one incision, 10 incisions, each about 20 mm long and 1 deep, polished only in central area of incisions; from same area as #1561 (Watson & LeBlanc 1990: 94).

There is also a ?*Bos* long bone fragment which has transverse striations similar to that on the scapulae (Watson & LeBlanc 1990: 94).

Çayönü Tepesi, southeastern Turkey (Neolithic; c. 7250–6750 B.C.). Called counting bones or a musical instrument.

SE 7–0 – scapula, small mammal, left, 13 regularly spaced incisions 5—11 mm apart (Redman 1973: 258, fig. 6–4).

R 7–0/1 – incised bone, worked on edges and flattened on both sides, incisions made by a series of scratches and then rubbed, has high polish (Redman 1973: 258, fig. 6–5 [detail]).

Tell al-Judaidah, ʾAmuq/Hatay; First Mixed Range (Neolithic to EB I), scapula with at least 8 incisions on edge, "fragment decorated with series of short incised lines. The incised surface (other surface missing) is polished from use. Whether the object represents a tool or was merely decorative cannot be said." Said to be made on a gazelle bone (Braidwood & Braidwood 1960: 133, pl. 76:3, x4108).

Another incised bone (Phase G, EB I–II) is an ulna (F) decorated with at least 23 short parallel incised lines. One edge is slightly notched in several places (Braidwood & Braidwood 1960: 340, pl. 76: 2).

Tell Kurdu, 'Amuq/Hatay, Trench 4A, Locus 014, Lot 67, MRV 1536, 9/19/98 (Chalcolithic) (personal analysis)

Incised *Bos* scapula – max L 39.25, W 15.5, 8 incisions preserved, not evenly spaced, incision L *c*9 and W *c*0.75, polished around incisions.

Gözlü Kule (Tarsus), Middle Iron Age, (c. 850–700 B.C.)

Broken scapula, 7 irregular incisions along the border (Goldman 1963: 386, fig. 178: 37; Webb 1985: 323).

Broken scapula, 6 incisions across the center of the ventral surface (Goldman 1963: 386, fig. 178: 38; Webb 1985: 323).

Norşuntepe, eastern Turkey; Iron Age (c. 600 B.C.)

3 incised *Ovis/Capra* scapulae:

Q17E NH 3 (von den Driesch & Boessneck 1981: figs. 1, 3) – 48 incisions, each 1–3 mm long.

022b 9RB (1981: fig. 2) – 10 incisions.

P 19,15 G7 – 17 incisions (von den Driesch & Boessneck 1981; Webb 1985: 323 n. 10)

SYRIA

Ras Shamra (Ugarit); ?LB

There are 3 incised bones, called "racleurs à musique" ("musical scrapers") here. There is one *Bos* scapula fragment with 16 preserved incisions from the 1938 excavations near the Royal Palace, pres. L 90 (Trench SWR, locus 1789; Louvre 81 AO 242) (Caubet 1987: 735, fig. 1, 1996: 12, fig. 6). There are also one bovid metapodial with 25 incisions and one *Ovis* metapodial with 39 preserved incisions (Caubert 1987: 735, fig. 2, 1996: 12, fig. 7).

Apamée, on the Orontes; EB

Scapula, F glenoid, with 24 incisions. Said to be a musical instrument (Otte et al. 1982).

Tell al-Raqā'i, on the middle Khabur River, from street of Level 4; Ninevite 5 (c. 2900–2700 B.C.)

Called a rib (but looks like a scapula fragment), broken, 11+ widely spaced incisions 5–7 apart, highly polished, L 83, W 24, T 10, incision L 17, W 1, depth 1 (Dunham 1994: figs 1–3, no. Raq 9229/114–514–I, I–201).

Tell Gudeda, on the middle Khabur River; Stratum IIa, Ninevite 5 (c. 3000–2500 B.C.)

Three fragments of one *Bos* scapula (F glenoid) with a total of over 30 incisions, with some regularly spaced. Suggested uses include working fibres or leather, playing music, counting, and divination (Fortin et al. 1994: 53, fig. 3).

Tell Tuneinir, on the Khabur River: Area I, EB–MB

Bone with at least 8 incisions (Loyet 1994: 25, fig. 7; said to be a long bone shaft, seemingly no. 1263, Square 60, locus 14, reg. #974, charred).

Tell Bdēri, on the Khabur River: LB

Bos scapula with F glenoid and at least 12 incisions preserved (Becker 1988: 381, pl. 60a-b, Area 2963, no. Bd85/2963I/85).

Tabara el-Akrad (just east of Atchana, inland from al Mina) (1949 excavation; Trench A). Level I, Early Iron Age (c. 1100–520 B.C.)

Fragmentary scapula from store/granary pit; pres. L 20, broken, 34+ very straight regular incisions, nearly 2 wide (Hood 1951: 146, fig. 12: 9; Webb 1977: 77, 1985: 323; in Antakya Museum).

Fragmentary scapula from store/granary pit; curving bone, pres. L 85, broken, 17+ incisions (Hood 1951: 146, fig. 12: 10; Webb 1977: 77, 1985: 323; in Antakya Museum).

LEBANON

Byblos

Early Neolithic (c. 6000–5000 B.C.), 29 incisions very lightly executed along the posterior border of the ventral face of the scapula (Dunand 1973: 75, pl. XCIX: 24469; Webb 1977: 76, 1985: 322–23; von den Driesch & Boessneck 1985: 47).

Early Neolithic (c. 6000–5000 B.C.), not illustrated (Dunand 1973: 75, no. 22109; Webb 1985: 323).

Late Neolithic (c. 4500–4100 B.C.), 2 fragmentary incised bones (Dunand 1973: 163 no. 31465, pl. CV: 33655).

Early Eneolithic (c. 4100–3600 B.C.), 12 surviving incisions, probably not a scapula (Dunand 1973: 207, pl. CLIV: 30573, 207, fig. 134; Webb 1977: 76, 1985: 323).

Late Eneolithic (c. 3600–2900 B.C.), scapula with 13 incisions along the posterior border (Dunand 1973: pl. CLIX: 25260; Webb 1977: 76, 1985: 323).

Late Eneolithic (c. 3600–2900 B.C.), 2 fragmentary incised bones (Dunand 1973: 310 nos. 23796, 33869).

Post-Neolithic (Levée II), 40 preserved incisions, not clear if a scapula (Dunand 1954: 146, fig. 139 bis, no. 7784; Webb 1985: 323 n.5).

ISRAEL

Hayonim cave, western Galilee; Upper Paleolithic (Levantine Aurignacian, Level D), 5 incised scapula (3 are on display in Israel Museum, Case 7 #6)

Gazella scapula, F glenoid (Davis 1974: 181, fig. 2).
Gazella scapula (Davis 1974: 181, fig. 3).
Gazella scapula, F glenoid (Davis 1974: 181, fig. 4).
Gazella scapula, F glenoid (Davis 1974: 181, fig. 5).
Gazella scapula, F glenoid (Davis 1974: 181, fig. 6).

Tell Turmus, Huleh Valley, eastern bank of the Seon (Bamyas) River; Chalcolithic

2 fragments of an incised scapula, 21 surviving regularly spaced incisions along posterior border of the ventral face (Dayan 1969: fig. 9: 15; Webb 1985: 323).

Tell Miqne-Ekron, Philistia (personal analysis)

Iron I (1st third 12th c. B.C.)

I NE 69.71, 69020 (debris, VII) 6/22/95

Ovis/Capra scapula – small fragment, 1 incision, part of a second, L 55.0, W 18.75 (#11307).

Iron I (1st half 11th c.)

I NE 3.138, 3025D (fill, post VA, shrine) 5/6/82

Bos scapula – F glenoid, complete, missing part of *tuber scapulae*, has 38 incisions, max L 29.75), incised area 165 long, has *margo vertebralis*, right, L *c*340, GLP 63.25 (#157) (Dothan & Gitin 1982: 71, 132, 1994: 10 fig.; Gitin & Dothan 1987: 203 fig., 204; Dothan 1989: 9, fig. 1: 8 [insitu]; Dothan & Gitin 1990: 27, 28 fig.; Dothan & Dothan 1992: 242 fig.).

I SW 29.161, 29062 (street surface, VB) 6/22/93

Scapula fragment – 7 incisions present, L 31.25, W 21.0 (#11323).

I SW 4.354, 4105 (fill in street area, VC) 6/15/93

Ovis/Capra scapula – broken, 7 deep incisions present (L 7.25), incisions poorly made and irregularly spaced, L 56.5, W 20.25 (#4632).

I SW 28.348, 28119 (street surface, VC) 6/20/95

Scapula – 5 incisions (#6725).

Iron I (2nd half 11th to early 10th c.)

I NE 3.106, 3022 (pit, IV, shrine) 5/5/82

Bos scapula – F glenoid, with *tuber scapulae* sawn off, restored, 6 incisions and incised line along upper glenoid, 23 incisions on glenoid fragment (L *c*97.0), also 23 incisions on large piece (L c140.0), glenoid W 56,75 (#108) (Dothan & Gitin 1982: 65, 145; ASOR Newsletter 35/6 [July 1984]: 9).

III NE 5.243, 5031 (fill, IVA) 6/9/94

Ovis/Capra scapula – recently broken glenoid area, 7 preserved incisions along edge (more missing toward glenoid), right, L 119.0 (#9669).

III NE 5.333, 5076 (fill, IVB) 6/28/94

Medium-sized scapula – broken, 8 incisions (some have other faint lines around them), has *margo vertebralis*, L 91.0, W 48.25, T 8.25 (#6492).

III NE 8.354, 8073.1 (fill, IVB) 7/19/92

Rather small scapula – broken, 23 incisions present, some rather long (11.5), left, L 124.0 (#4519).

Iron II (1st half 8th c.)

I NE 3.53, 3011 (construction fill, IIB, shrine) 5/13/81

Bos scapula – F glenoid, broken, at least 17 incisions, right, glenoid and side piece W 58.25, L *c*225.0 (#7632) (Hesse 1986: 25, fig. 4).

Iron II (early 7th to early 6th c.)

III SE 4.49, 4005 (fill, I) 8/8/84

Ovis/Capra scapula – small fragment, 2 incisions, left, L 44.25, W 25.0 (#11308).

III SE 4.48, 4008.1 (fill, I) 8/2/84

Ovis/Capra scapula – small fragment, 3 incisions, thick, L 41.25, W 25.25 (#11324).

Undated

I NE 3.404, balk trim, 7/8/86

Ovis/Capra scapula – small fragment, 1 incision (L *c*8.0), part of a second, L 34.25, W 16.25 (#9692).

Other incised bones

Late Bronze II (14th-13th c. B.C.)

I NE 7.172, 7041 (debris, VIII) 7/8/86

Bos rib fragment, has 4 long deep incised lines (entire width of bone) and 4 thinner/finer lines, trimmed on one edge (other broken), L 102.5, W 33.75 (#1359).

Iron I (last 2/3rds 12th c. B.C.)

I SW 4.449, 4108 (street surface, VIA) 7/13/93

Bos metacarpus – proximal end with much of shaft, cut down shaft, polished, slightly burnt, 50+ incisions along side of various lengths, widths, and depths, L 153 (#5077).

Iron II (10th-9th c. B.C.)

I SW 29.286, 29097 (foundation trench, III) 7/21/93

Bos proximal metacarpus with 9 incisions (now eroding) below proximal, L 91.25, proximal W 51.0 (#11433).

Undated

I NE 5.315, North balk trim, 7/3/85

Ovis/Capra tibia shaft with 10 incisions, L 66.0 (#11409).

I NE 36.208, 36083, 6/14/94

Sus tibia – distal F, proximal missing, trimmed on part of distal side, right, L *c*160.0, proximal W 34.75, 41 incisions along one edge (#5557).

III NE 7.358, 7075 (fill) 6/30/93

Bird tibiotarsus shaft with 11 incisions on all sides of bone, L 50.5 (#11339).

IV SE 13.63, 13001, 7/8/86

Bone fragment with 3 equally spaced incisions, L 48.0, W 18.5 (#11388).

Unmodified scapula

I NE 3.386, 3074 (pit, VI), Iron I, last two thirds 12th c. B.C., 7/1/86

Bos scapula – complete, F glenoid, unmodified, has *margo vertebralis*, right, GLP 53.25, Ld 141.75, SLC 42.25, Hs 286.0 (#9674). Dothan (1989: 12 n. 5) notes this scapula and a *lekane* vessel in a pit in the I NE.3 sanctuary of the 12th c.

Tell Abu Hawwam, Late Bronze Age or Iron Age

Bos scapula with incisions; seen in Israel Antiquities Authority conservation lab at Har Hozvim, Jerusalem.

Tell Dor, Iron Age

Bos scapulae, at least 4 examples with incisions, one with 24, other 27 incisions (Stern 1994a: 96, fig. 49, 1994b: 5-6, fig. 6; personal communication from E. Stern, 4 May 2001).

Ashkelon, Iron Age (1998 season, from 73/98 Grid 38)

At least 1 *Bos* scapula, F glenoid, 40 incisions regularly spaced along one edge (Stager 2000 fig.; Barako 2000: 523 n.80).

Tell es-Safi/Gath, Iron II (late 9th-early 8th c. B.C.) destruction

3 incised scapula with 2 probably *Bos* and 1 possibly *Ovis/Capra* (personal communications from A. M. Maeir, November 2000 and 10 July 2001).

WEST BANK

Jericho, Pre-Pottery Neolithic A

Incised ?scapula, broken, at least 13 incisions on one side, 2 on other, from Tr. E.x.a (Marshall 1982: 611, fig. 248: 1, pl. IXb: A, #2819). In Amman National Museum (Kenyon & Holland 1983: 827).

IRAQ

Sakce Gözü, Neolithic (c. 5500–5000 B.C.)

Several fragments, one scapula has 21 incisions, another (possibly a rib), has 13 incisions grouped in the middle of the bone (du Plat Taylor et al. 1950: 119–20, fig. 30: 4–5; Webb 1985: 322).

Tall Arpachiyah, Neolithic (Halaf, c. 5500–5000 B.C.)

Several incised examples; one illustrated fragment of a *Bos* scapula has 15 incisions across the central ridge (Mallowan & Cruickshank Rose 1935: 103, pl. XIIa, no. 716B; Webb 1977: 76).

Nuzi, Late Bronze Age (Hurrian)

Several incised scapulae from private houses (Starr 1939: 488, II: pl. 127 DD, has at least 19 incisions).

Yarim Tepe I, Sinjar valley, NW Iraq; Neolithic (Hassuna, c. 6000-5500 B.C.)

Bone fragment (?scapula) with at least 12 incisions, not all parallel or evenly spaced (Merpert & Munchajev 1971: pl. VI: 6c; Sq. 28, Level V).

Scapula fragment with at least 15 incisions (Munchajev & Merpert 1973:9, pl. VII: 1, Sq. 27, construction Level VI).

Scapula fragment with at least 27 incisions (Ibid, p. 9, pl. VII: 2, Sq. 36, construction Level VII).

Scapula fragment with at least 29 incisions (Ibid, p. 9, pl. VII: 3, Sqs. 36–46, construction Level VI).

Yarim Tepe II, Sinjar valley, NW Iraq; Neolithic (Halaf, c. 5500-5000 B.C.)

One incised scapula fragment (Merpert et al. 1976: pl. XXIX).

IRAN

Haji Firuz Tepe, Neolithic (Phase A_{2-3}, c. 5900–5000 B.C., F 11, Field no. HF 68–236)

Scapula fragment with 9+ incisions, not all parallel, smoothed, lightly polished, L 71, W 38, T 18; suggested to be musical rasps (Voigt 1983: 212, 216–17, fig. 108e, pl. 31c; Meadow suggests it is a scapula or rib fragment from a large mammal, probably *Bos*).

SPAIN

Morro of Mezquitilla, Malága (c. 700 to 7th c. B.C.)

There are 2 Phoenician incised scapulae, one *Capra* (Mo 82-1838; 8th/7th c.; von den Driesch & Boessneck 1985: pl. 6: 2) and one *Sus* (pl. 6: 3; Mo 82–2002.

Abbreviations

AAP	Athienou Archaeological Project
av.	average
c	approximately
c.	century
CA	Cypro-Archaic
CC	Cypro-Classical
CG	Cypro-Geometric
F	fused
FNB	Finds Notebook
GLP	greatest length of the *processus articularis* (glenoid process)
Hs	height along the spine
L	length
LC	Late Cypriote (Late Bronze Age of Cyprus)
Ld	greatest dorsal length
Lev.	Level
LG	length of the glenoid cavity
m	meter
max.	maximum
mm	millimeter
n.	footnote
NB	Notebook
p.	page
pres.	preserved
SLC	smallest length of the *collum scapulae* (neck of the scapula)
Sq(s).	Square(s)
T	thickness
W	width (all measurements are in mm)

Zusammenfassung

In der Zeit des Neolithikum bis in die Eisenzeit wurden von Menschen in der östlichen Mittelmeer-Region und im Nahen Osten Knochen (überwiegend Schulterblätter größerer Säugetiere) in spezifischer Weise bearbeitet und mit Kerben versehen. Diese Knochenobjekte, bisweilen als Musikinstrument, Kerbholz, Instrument zur Weissagung oder einfach als Werkzeug interpretiert, werden hier in einen breiteren chronologischen und geographischen Kontext gestellt, und es wird ein Katalog der bis heute bekannten Objekte gegeben.

References

Barako, T. J. (2000): The Philistine Settlement as Mercantile Phenomenon? – American Journal of Archaeology 104/3: 513–530.

Barnett, R. D. (1957): A Catalogue of the Nimrud Ivories in the British Museum. – London: British Museum.

Becker, C. (1988): Die Tierknochenfunde vom Tell Bdēri 1985.– Damaszener Mitteilungen 3: 379–386.

Bietak, M. (1985): Eine „Rhythmusgruppe“ aus der Zeit des späten Mittleren Reiches: ein Beitrag zur Instrumentenkunde des Alten Ägypten. – Jahreshefte des Österreichischen Archäologischen Instituts in Wien LVI/6: 3–18.

Braidwood, R. J. & L. S. Braidwood (1960): Excavations in the Plain of Antioch I. OIP 61. – Chicago: University of Chicago Press.

Bunnens, G. (1997): Carved Ivories from Til Barsib. – American Journal of Archaeology 101/3: 435–450.

Caubet, A. (1987): La musique à Ougarit. – Comptes Rendues des séances de l’Académie des Inscriptions et Belles-lettres: 731–754.

Caubet, A. (1996): La Musique à Ougarit: nouveaux témoignages matériels. – In: N. Wyatt, W. G. E. Watson & J. B. Lloyd, eds., Ugarit, religion and culture. Proceedings of the International Colloquium on Ugarit, religion and culture. Edinburgh, July 1994. Essays presented in honour of Professor John C. L. Gobson. Ugaritosch-Biblische Literatur 12. Münster: Ugarit-Verlag, 9–31.

Courtois, J. C. (1971): Le Sanctuaire du dieu au Ingot d'Enkomi. – Alasia I (Mission Archéologique d'Alasia IV). Leiden: E. J. Brill, 151–362.

Courtois, J. C. (1984): Alasia III. Les Objets des Nivèaux Stratifiés d'Enkomi (Fouilles C.F.A. Schaeffer 1947–1970). – Mission Archéologique d'Alasia Vol. VI. Paris: Éditions Recherche sur les Civilisations, Mémoire no. 33.

Courtois, J. C. (1986): Brief Historique des Recherches Archéologiques à Enkomi. – Part 1 in: J. C. Courtois & J. & E. Lagarce, Enkomi et le Bronze Récent à Chypre. Nicosia: Imprimerie Zavallis, Fondation A. G. Levendis, 1–58.

Davis, S. (1974): Incised bones from the Mousterian of Kebara cave (Mount Carmel) and the Aurignacian of Ha-Yonim cave (Western Galilee), Israel. – Paléorient 2/1: 181–182.

Dayan, Y. (1969): Tell Turmus in the Huleh Valley. – Israel Exploration Journal 19/2: 65–78.

Driesch, A. von den & J. Boessneck (1981): Über drei gekerbte Schulterblätter im archäologischen Fundgut von Norşuntepe/Ostanatolien. – Archäologie und Naturwissenschaften 2: 72–75.

Driesch, A. von den & J. Boessneck (1985): Osteologische Besonderheiten vom Morro de Mezquitilla/Malága. – Madrider Mitteilungen 26: 45–48.

Dikaios, P. (1969): Enkomi, Excavations 1948–1958 I The Architectural Remains, The Tombs. – Mainz am Rhein: Verlag Philipp von Zabern.

Dikaios, P. (1971): Enkomi, Excavations 1948–1958 II Chronology, Summary and Conclusions, Catalogue, Appendices. – Mainz am Rhein: Verlag Philipp von Zabern.

Dothan, T. & S. Gitin (1989): The Arrival of the Sea Peoples: Cultural Diversity in Early Iron Age Canaan. – In: S. Gitin & W. G. Dever, eds., Recent Excavations in Israel: Studies in Iron Age Archaeology. AASOR 49. Winona Lake, 1–14.

Dothan, T. & S. Gitin (1998): Initial Philistine Settlement: From Migration to Coexistence. – In: S. Gitin, A. Mazar & E. Stern, eds., Mediterranean Peoples in Transition: Thirteenth to Early Tenth Centuries BCE. Jerusalem: Israel Exploration Society, 148–161.

Dothan, T. & S. Gitin (1982): Tell Miqne (Ekron) Excavation Project. Field Report. Field I NE – Areas 2, 3, 4, 5, 6, 7. – Jerusalem: W.F. Albright Institute of Archaeological Research.

Dothan, T. (1990): Ekron of the Philistines. How They Lived, Worked and Worshiped for Five Hundred Years. – Biblical Archaeology Review XVI/1: 21–36.

Dothan, T. (1994): Tell Miqne (Ekron): The Rise and Fall of a Philistine City. – Qadmoniot 27/1-2 (105–106): 2-28 (Hebrew).

Dothan, T. & M. Dothan (1992): People of the Sea: The Search for the Philistines. – New York: Macmillan Publishing Company.

Dunand, M. (1954): Fouilles de Byblos II. – Paris: Librairie d'Amérique et d'Orient Adrien Maisonneuve.

Dunand, M. (1973): Fouilles de Byblos V. – Paris: Librairie d'Amérique et d'Orient Adrien Maisonneuve.

Dunham, S. (1994): An early percussion instrument from Tell al-Raqā'i, North Syria. – Source Notes in the History of Art XIII/4: 36–43.

Erdmann, E. (1977): Ausgrabungen in Alt-Paphos auf Cypern I Nordosttor und Persische Belagerungsrampe in Alt Paphos I. Waffen und Kleinfunde. – Konstanz: Universitätsverlag Konstanz GmbH.

Falsone, G. (1992): Nuovo Coppe Metalliche de Fattura Orientale. – Vicino Oriente 8/2: 83–112.

Fortin, M., B. Routledge & C. Routledge (1994): Canadian Excavations at Tell Gudeda (Syria) 1992–1993. – The Canadian Society for Mesopotamian Studies Bulletin 27 (May): 51–63.

Gitin, S. & T. Dothan (1987): The Rise and Fall of Ekron of the Philistines: Recent Excavations of an Urban Border Site. – Biblical Archaeologist 50/1: 197–223.

Goldman, H. (1963): Excavations at Gözlü Kule, Tarsus III The Iron Age. – Princeton: Princeton University Press.

Hesse, B. (1986): Animal Use at Tel Miqne-Ekron in the Bronze Age and Iron Age. – Bulletin of the American Schools of Oriental Research 264: 17–27.

Hood, S. (1951): Excavations at Tabara el Akrad, 1948–49. – Anatolian Studies I: 113–147.
Karageorghis, V. (1971): Un bronze votif incrit (modèle de foi ou de rein?) trouvé à Kition en 1970. – Studi Cipriotie Rapporti di Scavo: 237–248.
Karageorghis, V. (1990a): Tombs at Palaepaphos: 1. Teratsoudhia, 2. Eliomylia. – Nicosia: A. G. Leventis Foundation.
Karageorghis, V. (1990b): Miscellanea from Late Bronze Age Cyprus II. A Late Bronze Age Musical Instrument? Levant XXII: 159.
Karageorghis, V. (1999): Excavations at Kition VI The Phoenician and Later Levels (Plates). – Nicosia: Department of Antiquities.
Karageorghis, V. (2001): Excavations at Kition VI/II The Phoenician and Later Levels. (Text). – Nicosia: Department of Antiquities.
Karageorghis, V. & M. Demas (1985): Excavations at Kition V (Plates). – Nicosia: Department of Antiquities.
Kenyon, K. M. & T. A. Holland (1983): Excavations at Jericho V. The British School of Archaeology in Jerusalem. – Oxford: University Press.
Lehmann, E. von & G. Nobis (1979): Subfossile Mauswiesel, *Mustela nivalis* Linné, 1766 aus Enkomia-Alasia auf Zypern. Bonner zoologische Beiträge 30: 32–38.
Loyet, M. A. (1994): Analysis of Faunal Remains from Tell Tuneinir, Syria. – Senior Honors Thesis, Department of Anthropology, Washington University, St. Louis.
Mallowan, M. E. L. & J. Cruickshank Rose (1935): Excavations at Tall Arpachiyah, 1933. – Iraq 2: 1–178.
Markoe, G. (1984): Phoenician Bronze and Silver Bowls from Cyprus and the Mediterranean. – Berkeley: University of California Press.
Marshall, D. N. (1982): Jericho Bone Tools and Objects. – Appendix E in: K. M. Kenyon & T. A. Holland, Excavations at Jericho IV. The British School of Archaeology in Jerusalem. Oxford: University Press, 570–622.
Merpert, N. & R. Munchajev (1971): Excavations at Yarim Tepe 1970. Second Preliminary Report. - Sumer XXVII: 9–21.
Merpert, N., R. Munchajev & N. O. Bader (1976): The Investigations of the Soviet Expedition in Iraq 1993. – Sumer XXXII: 25–61.
Munchajev, R. M. & N. I. Merpert (1973): Excavations at Yarim Tepe 1972. Fourth Preliminary Report. – Sumer XXIX: 8–16.
Nobis, G. (1976-77): Tierreste aus Tamassos auf Zypern. – Acta Praehistorica et Archaeologica 7–8: 271–300.
Nobis, G. (1985): Tierreste aus dem Präphönizischen Kition. – In: V. Karageorghis, Excavations at Kition V/II. Nicosia: Department of Antiquities, 416–433.
Nobis, G. (2000): Tierreste aus dem phönizischen Kition. – In: P. Åström & D. Sürenhagen, eds., PERIPLUS: Festschrift für Hans-Günter Buchholz zu seinem achtzigsten Geburtstag am 24. Dezember 1999. SIMA CXXVII. Jonsered: Paul Åströms Förlag, 121–134.
Nobis, G. & E. von Lehmann (1979): Ein Geweihstück vom Rothirsch, *Cervus elaphus* Linné, 1758, aus Kition, Zypern. – Säugetierkundliche Mitteilungen 27: 158–160.
Otte, M., A. Gautier & P. Bibuyck (1982): Interprétation d'un ossement encoché de la préhistoire syrienne. – Paléorient 8/1: 85–86.
du Plat Taylor, J. (1957): Myrtou-Pigadhes, A Late Bronze Age Sanctuary in Cyprus. – Oxford: Ashmolean Museum.
du Plat Taylor, J., M. V. Seton Williams & J. Waechter (1950): Excavations at Sakce Gözü. – Iraq 12: 53–138.
Redman, C. L. (1973): Early Village Technology: A View through the Microscope. – Paléorient 1/2: 249–261.
Reese, D. S. (1985): Shells, Ostrich Eggshells and Other Exotic Fauna from Kition. – Appendix VIII in: V. Karageorghis, Excavations at Kition V/II. Nicosia: Department of Antiquities, 340–415.
Reese, D. S. (1988): A New Engraved Tridacna Shell from Kish. – Journal of Near Eastern Studies 47/1: 35–41.
Reese, D. S. (1998): A Hippopotamus Tooth from Hala Sultan Tekke, Cyprus. – Appendix III in: P. Åström, The Wells (Hala Sultan Tekke 10). SIMA XLV: 10. Jonsered: Paul Åströms Förlag, 140–146.

Reese, D. S. (2001): The Shells, Astragali and Fish. – Appendix IX in: V. Karageorghis, Excavations at Kition VI/II The Phoenician and Later Levels (Text). Nicosia: Department of Antiquities.

Reese, D. S. & C. Sease (1993): Some Previously Unpublished Engraved Tridacna Shells. – Journal of Near Eastern Studies 52/2: 109–128.

Sease, C. & D. S. Reese (1994): An Unpublished Stone Palette. – Journal of Near Eastern Studies 53/4: 285–294.

Seton-Williams, M. V. (1957): The Lamps and Miscellaneous Objects. – In: J. du Plat Taylor, Myrtou-Pigadhes, A Late Bronze Age Sanctuary in Cyprus. Oxford: Ashmolean Museum, 75–79.

Smith, J. S. (1997): Preliminary Comments on a Rural Cypro-Archaic Sanctuary in Polis-Peristeries. – Bulletin of the American Schools of Oriental Research 308: 77–98.

Snodgrass, A. M. (1994): Gains, losses and survivals: what we can infer from the eleventh century B. C. – In: V. Karageorghis, ed., Proceedings of the International Symposium “Cyprus in the 11th century B.C”. Nicosia: A. G. Leventis Foundation, 167–174.

Stager, L. E. (2000): Ashkelon Excavations, The Leon Levy Expedition, 2000. – Brochure about excavation.

Starr, R. F. S. (1939): Nuzi, Excavations at Yorgan Tepe near Kirkuk (1927–1931). – Cambridge: Harvard University Press.

Steklis, M. & G. Haas (1952): The Abu Usba Cave (Mount Carmel). – Israel Exploration Journal 2/1: 15–47.

Stern, E. (1994a): Dor, Ruler of the Seas: Twelve Years of Excavation at the Israelite-Phoenician Harbor Town on the Carmel Coast. – Jerusalem: Israel Exploration Society.

Stern, E. (1994b): A Phoenician-Cypriote Votive Scapula from Tel Dor: A Maritime Scene. - Israel Exploration Journal 44/1-2: 1–12.

Stucky, R. A. (1974): The Engraved Tridacna Shells. – Dédalo 19: 1–170.

Tixier, J. (1974): Poinçon decoré du Paleolithique supérieur à Ksar ‘Aqil (Liban). – Paléorient 2/1: 187–192.

Turville-Petre, F. (1932): Excavations in the Mugharet el-Kebarah. – Journal of the Royal Anthropological Institute of Great Britain and Ireland LXII (July-December): 271–276.

Voigt, M. M. (1983): Haji Firuz Tepe, Iran: The Neolithic Settlement. – University Museum Monograph 50. Philadelphia: The University Museum.

Watson, P. J. & S. A. LeBlanc (1990): Girikihaciyan, A Halafian site in Southeastern Turkey. – Monograph 33. Los Angeles: Institute of Archaeology, University of California at Los Angeles.

Webb, J. M. (1977): A Scapula from Limassol-“Komissariato” No 176. – Appendix II in: V. Karageorghis, The Limassol Sanctuary. Part Two in: Two Cypriote Sanctuaries of the end of the Cypro-Archaic Period. Rome: Consiglio Nazionale delle Ricerche, 74–80.

Webb, J. M. (1985): The Incised Scapulae. – Appendix VI in: V. Karageorghis, Excavations at Kition V/II. Nicosia: Department of Antiquities, 317–328.

Yalcinkaya, I., J. M. Leotard, M. Kartal, M. Otte, O. Bar-Yosef, I. Carmi, A. Gautier, E. Gilot, P. Goldberg, J. Kozlowski, D. Lieberman, I. Lopez-Bayon, M. Pawlikowski, St. Thiebault, V. Ancion, M. Patou, A. Emery-Barbier & D. Bonjean (1995): Les Occupations Tardiglaciaires du Site d’Öküzini (Sud-Ouest de la Turquie), Résultats Préliminaires. L’Anthropologie 99/4: 562–583.

Zeuner, F. E. (1957): The Persian fallow deer and other animal remains from the Sanctuary. – Chapter Xa in: J. du Plat Taylor, Myrtou-Pigadhes, A Late Bronze Age Sanctuary in Cyprus. Oxford: Ashmolean Museum, 97–100.

Zeuner, F. E. (1958): Animal remains from a Late Bronze Age Sanctuary on Cyprus, and the problem of the domestication of fallow deer. – Journal of the Palaeontological Society of India 3: 131–135.

Dr. David S. Reese, Peabody Museum of Natural History, Yale University, P. O. Box 208118, New Haven, CT 06520-8118, U.S.A.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 199–209	Bonn, Dezember 2002

Archaeozoological evidence for the former presence of spotted-necked otter (*Lutra maculicollis*) in Egypt

Wim Van Neer

Abstract. A description is given of the skeletal remains of otter discovered at the Late Palaeolithic fishing sites Makhadma 2 and 4. This is the second archaeozoological find of otter in Egypt and the first one that allows an identification at species level. The possible reasons for the rarity of otter remains in sites along the Egyptian Nile are discussed as well as the possible causes for the present-day local extinction of the species. The consequences of these bone finds for the interpretation of animal depictions and statuettes in ancient Egyptian art are briefly mentioned.

Key words. Otter, Egypt, extinction, archaeozoology.

Introduction

Otters are presently absent from Egypt (Osborn & Helmy 1980), but it is believed on the basis of iconographic data and historical accounts that they occurred here in the past (Wreszinski 1927; Keimer 1942; Brunner-Traut 1968). The few artistic representations, dating to the Pharaonic and Ptolemaic periods, and sight records mentioned by Herodotus and 17th century travellers were reviewed by Houlihan (1996), who concluded that otters must never have occurred in the Egyptian Nile. He believes that the depictions, statuettes and sight records rather represent the Egyptian mongoose (*Herpestes ichneumon*), a species that can be mistaken for otter since it frequently ventures into the water and can also consume fish. As an additional argument, Houlihan (1996) pretends that, in contrast to mongoose, no otter remains have ever been found in archaeological excavations, thereby overlooking the find of *Lutra* sp. reported from Catfish Cave (Reed 1966). The latter find dates to the Late Palaeolithic and is situated in Egyptian Nubia. The remains described in the present paper are from Late Palaeolithic Makhadma, in Middle Egypt (Fig. 1).

Two otter species occur in northern Africa today and it remains to be verified which species is represented at the Makhadma sites. Common otter (*Lutra lutra*) presently inhabits parts of the Maghreb and is known from the Near East (Harris 1968; Harrison 1968). Harrison (1968) compiled the 19th and 20th century records of common otter from the southern part of that region, indicating that the species lived along the shores of Lake Galilee, Lake Tiberias, Lake Huleh, and the mouth and upper reaches of the Jordan river. The spotted-necked otter (*Lutra maculicollis*) is considered a typical species of the Ethiopian faunal province (Harris 1968; Haltenorth & Diller 1980). Along the Nile, it has been reported south of latitude 13°N in southern Sudan (Harris 1968). On zoogeographical grounds it is difficult to decide on the most likely candidate. On the basis of geographical proximity of the near-eastern populations, Boessneck (1988: 51) concluded that the sixth Dynasty

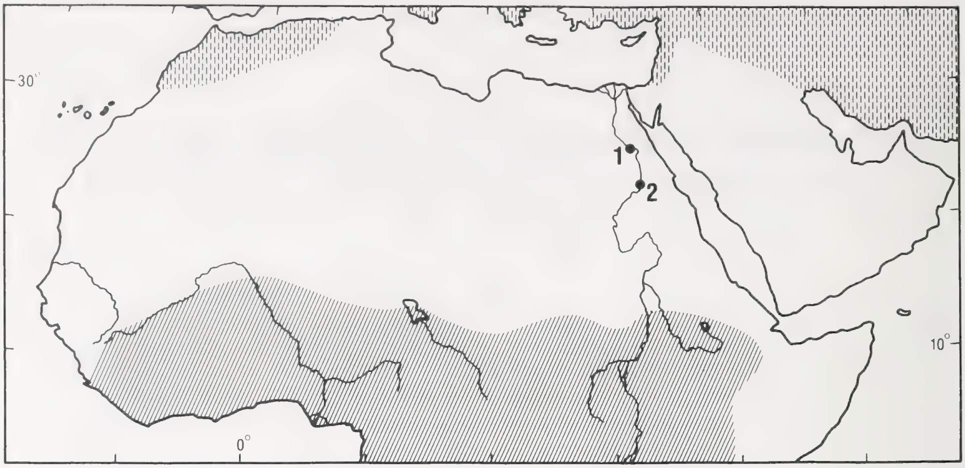


Fig. 1. Map of northern Africa and the Levant showing the modern distribution of common otter (vertical hatching) and spotted-necked otter (oblique hatching). The archaeological sites in Egypt where otters have been found are indicated as follows: 1, Makhadma; 2, Catfish Cave.

representation of otter in the tomb of Mereruka would rather be *Lutra lutra*. However, because of their aquatic habits otters can spread most effectively through waterways, which would make *Lutra maculicollis* a more likely candidate despite the large distance (southern Sudan) at which they occur today.

The Makhadma sites and their fauna

Eight remains of otter were found during the excavation of the Late Palaeolithic sites of Makhadma 4 and Makhadma 2 that were most probably occupied between 12500 and 12150 cal BC (Van Neer et al. 2000). These sites are located near Qena on the eastbank of the Nile, along the edge of the former floodplain (Vermeersch et al. 1989, 2000). They are situated on the lower part of a steep slope, but were on sufficiently high ground to stay out of reach of the annual Nile floods. The archaeological deposits of both sites represent middens rich in animal bone, flint, charcoal fragments and ash. Of the more than 40,000 faunal remains that were analysed, 12,500 were identifiable. The frequencies of the identified taxa indicate that fishing was the major activity on both sites, while hunting, fowling and mollusc collecting were practised only occasionally. Fishing focussed on a few taxa only (mainly *Clarias* catfish and tilapia) and was practised in the floodplain. It appears from their size distribution and from a growth ring analysis of the tilapia otoliths that the fish were mainly captured after the maximum of the floods when the flood waters receded and residual pools started forming. The morphology of the valley bottom and the sites' location close to a wadi mouth resulted in extensive wadable areas and must have facilitated a prolonged exploitation of these fishing grounds. The fact that the inhabitants focussed mainly on aquatic resources is also indicated by the fact that taxa other than fish are also mainly aquatic in habits. The bird remains are mainly from ducks and geese (Anatidae), and coot (*Fulica atra*); among the mammals, otter (*Lutra*) and hippopotamus (*Hippopotamus amphibius*) are represented. Only a few bones of hare (*Lepus capensis*), aurochs (*Bos primigenius*) and hartebeest (*Alcelaphus buselaphus*) occur among the terrestrial mammals and also unidentifiable mammal bone is rare. Repetitive use of the sites is indicated by their stratigraphy. It is clear that the inhabitants were primarily interested in the extensive, seasonal exploitation of the fish fauna in the inundated area. Since this was a predictable food resource, people must have been using the sites for several decennia, possibly centuries. The massive amounts of charcoal and fish bones in the archaeological layers and the presence of postholes indicate that fish curing was practised and that it involved the use of fire. Little archaeological evidence is available for the fishing methods that were used. A few small double points made of bone have been interpreted as fish gorges. Possibly, net fishing was practised if it is accepted that the cobbles found near Makhadma 4 represent net weights.

The otter remains and their identification

The sites of Makhadma 4 and 2 yielded 3 and 5 otter remains, respectively (Table 1). Generally speaking, the mammal material from Makhadma is in a poor state of preservation. It is very brittle and powdery due to heavy weathering. Surface cracking occurred and several bones were partly covered with salt crystals. This explains why only a few measurements could be taken on the otter remains. The measurements indicated are in millimetres and, for the postcranial remains, were taken according to the standards described by A. von den Driesch (1976). For the dental remains, the measurements used are those defined by Pohle (1920) in his revision of the Lutrinae subfamily.

No morphological differences were observed among modern *Lutra lutra* and *Lutra maculicollis* that could help to identify the postcranial bones found at Makhadma.

Table 1: Skeletal elements of otter found at the Makhadma sites.

Makhadma 2:

- axis
- proximal humerus
  - proximal width (Bp) 13.8
- 2 proximal ulnae
- proximal femur
  - proximal width (Bp) 17.5
  - depth of the caput femoris (DC) 8.7

Makhadma 4:

- proximal ulna fragment
- humerus fragment
- left maxilla with P4 and M1 in situ (see text and Figure 2 for definition of measurements)
  - length of the outer side of P4: 10.3
  - length of P4: 8.8
  - width of P4: 8.9
  - length of the talon of M1: 6.1
  - largest diameter of M1: 10.1

One femur and one humerus from Makhadma were sufficiently preserved to take measurements and it was verified if osteometric differences could be found for those elements on modern material (Table 2). The investigated modern specimens are 2 skeletons of *Lutra maculicollis* from Lake Kivu, 6 individuals of *Lutra lutra lutra* captured in Belgium at the end of the 19th and during the first half of the 20th century, and 4 *L. l. seistanica* from the region of the Sea of Galilee. In addition, one individual of *L. l. meridionalis* from Iran was considered. The data from Table 2 show that the long bones of common otter are larger than those of the spotted-necked otter. This is the case both for the specimens from Western Europe and from the Near East. The small dimensions of the Makhadma femur and humerus clearly indicate that they can be attributed to *L. maculicollis*.

Table 2: Measurements of the postcranial bones of the Makhadma otters compared to those of modern *Lutra lutra* and *Lutra maculicollis*. The femur was available from only one *L. maculicollis*.

	Makhadma –	*L. maculicollis* n = 2	*L. l. lutra* n = 6	*L. l. seistaniea* n = 4	*L. l. meridionalis* n = 1
humerus, Bp	13.8	14.0–15.5	18.0–19.1	19.2–21.9	18.1
femur, Bp	17.5	?–18.9	20.0–22.5	22.7–26.1	22.2
femur, DC	8.7	?–9.6	10.9–11.3	11.5–13.4	11.4

For the maxilla fragment a similar identification strategy was followed. Rosevear (1974: 141) summarizes the cranial differences between the subgenera *Lutra* (including *L. lutra*) and *Hydrictis* (including *L. maculicollis*). Besides its less robust build, *L. maculicollis* differs from *L. lutra* by the narrowness of the interorbital region and the complete absence of the postorbital process. These and other features mentioned by Rosevear (1974) cannot be used on the maxilla fragment from Makhadma, leaving only the tooth morphology and dental measurements as possible diagnostic criteria. Pohle (1920: 32) describes odontological differences between the various otter groups and mentions differences for the first upper molar. The parastyle would be more pronounced in the *maculicollis* group than in *lutra* and also the proportions of the talon would be different. These relative, qualitative data appeared, however, not very straightforward and difficult to use on the Makhadma material and it was therefore preferred to rely on dental measurements. The series investigated by Pohle (1920) are mainly from the Zoologisches Museum Berlin and include *Lutra lutra* specimens from the Levant and the Maghreb. The neareastern individuals comprise a specimen from Lake Tiberias and one from a river south of Jaffa. From the Maghreb, 10 specimens were measured that were caught in Morocco, Algeria and Tunesia. Useful dental measurements for *Lutra maculicollis* are also provided by Pohle (1920). They were taken on 13 specimens from southern Africa, western Africa (Cameroon and Liberia), and the interlacustrine zone (specimens designated as *L. maculicollis kivuana*). One specimen of *L. m. nilotica* from Malek, a locality south of Bor on the upper Nile in Sudan, curated at the British Museum, was included as well although not all the dental measurements, taken on the other specimens, are listed.

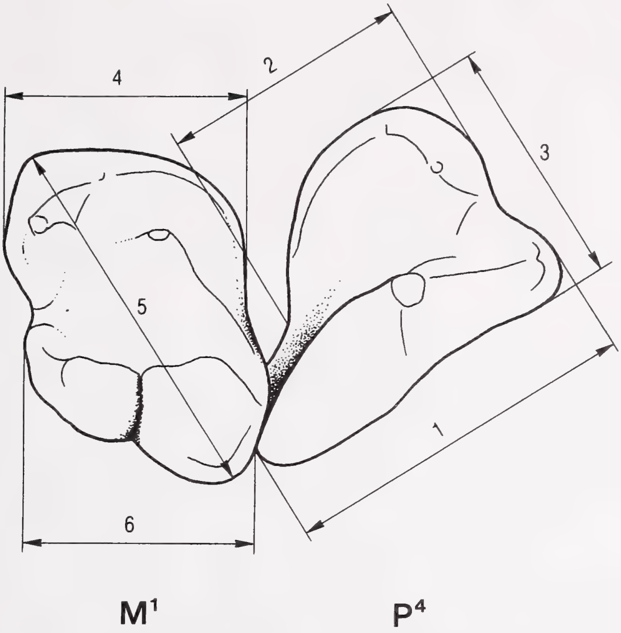


Fig. 2. Measuring distances for the upper P4 and M1 of otter. 1, length of the outer side of the P4; 2, length of the P4; 3, width of the P4; 4, length of the talon of the M1; 5, largest diameter of M1; 6, length of the outer side of the M1.

It was decided to compare the dental measurements of the Makhadma specimens to those compiled by Pohle (1920). No figure of the measuring distances was provided in his publication, but it is believed that the following measurements were taken (Fig. 2):

1. "Außenkante P4" = length of the outer side of the P4, i.e. the mesio-distal distance of the buccal side of the P4
2. "Länge des P4, gemessen vom Vorderrande des Zahnes bis zum Hinterrand des Talons" = length of the P4, i.e. distance from the mesial edge of the tooth to the distal edge of the talon
3. "Breite des P4" = width of the P4, i.e. the largest bucco-lingual distance of the P4
4. "Talonlänge des M1" = length of the talon of the M1, i.e. mesio-distal distance of the talon of the M1
5. "Größte Durchmesser M1" = largest diameter of M1. This measuring distance is a rather confusing one. It is believed that it represents the largest diagonal distance between the mesio-buccal edge and the disto-lingual edge, rather than the bucco-lingual distance of the M1. If the latter measurement was meant, Pohle (*ibid.*) would have used "Breite" (width) instead.
6. "Außenkante M1" = length of the outer side of the M1, i.e. the mesio-distal distance of the buccal side of the M1.

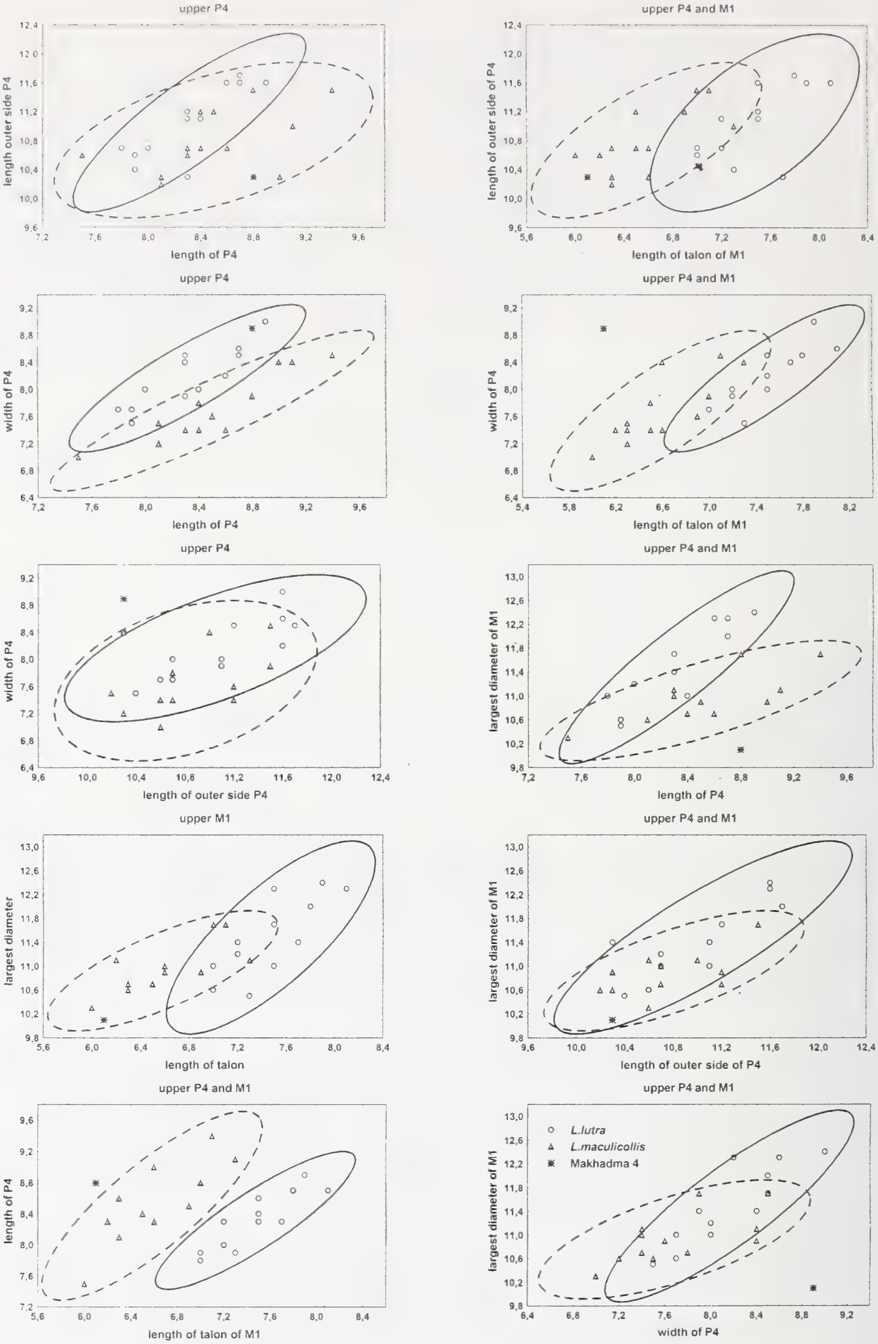


Fig. 3. Ellipses of equal probability (95% confidence limits) for different pairs of measurements of the upper P4 and M1 of modern *Lutra maculicollis* (broken line) and *Lutra lutra* (solid line). The position of the Makhadma specimen is indicated by an asterisk (after Van Neer et al. 2000).

Because of the incomplete preservation of the M1, this last measurement could not be taken on the Makhadma specimen. In a following step, ellipses of equal probability (95 %) were constructed for the different pairs of measurements for the two species, and the position of the Makhadma specimens was verified (Fig. 3). In certain cases, the degree of overlap of the two species was considerable, but for other pairs the overlap was minimal or unexisting. The data points corresponding to the Makhadma specimen fall inside the variation of *L .maculicollis* and outside that of *L. lutra* in two instances. One pair of measurements (width versus length of P4) suggests an identification as *L. lutra*, whereas in another case, the measurements fall within the 95 % limits of both species. In three cases the data points fall outside the variation of both species, but in two instances the position of the Makhadma specimen to the ellipses is closest to spotted-necked otter. The osteometric data hence show that an identification as *Lutra maculicollis* is most likely. It is striking that the dental measurements show a less clear distinction between the two species than the postcranial material. It has already been shown before that tooth size is not a very accurate estimator of body size in several carnivores (Dayan 1991).

Discussion and conclusions

The osteological evidence for the presence of otter in Egypt is limited to the finds from Makhadma (12,000 cal BC) and Catfish Cave. The latter site yielded a mandible fragment (Reed 1966) that was found in layer 4, the top of which was radiocarbon dated to 7060 ± 120 BP (Y-7060) (Wendt 1966). The dated charcoal was deposited at a moment that layer 4 was already formed, meaning that the otter fragment must be older than 7000 years. The presence of otter is hence attested for the Late Palaeolithic, but it is striking that bone finds are lacking on Predynastic and later sites despite the large amount of extensive archaeofaunas. The absence of otter remains at the numerous Pharaonic and later archaeological sites was used by Houlihan (1996) as an argument for his hypothesis that the animal never occurred in Egypt. A review of the latest archaeozoological literature since the publication of Houlihan's paper did not reveal any new evidence for otter. Nevertheless, I believe that most of the iconographic data as well as the historical accounts of Herodotus and 17th century travellers indicate that the otter must still have lived along the Egyptian Nile a few centuries ago. Other aquatic species that have disappeared during the last few centuries are the hippopotamus (*Hippotamus amphibius*), crocodile (*Crocodylus niloticus*) and soft-shelled turtle (*Trionyx triunguis*), although the latter two species still occur in the poorly populated region along the High Dam Lake. The possible reasons for the poor archaeological visibility of otter and for its rather recent local extinction are discussed below.

The spotted-necked otter, like the common otter, lives along rivers and lakes with a high abundance of fish and with sufficient shelter on well vegetated shores (Lejeune 1989a). It is striking that the two sites where otter remains were found thus far represent specialised fishing settlements. As already mentioned above, the Makhadma sites are characterised by a heavy preponderance of fish remains, and this is also the case at Catfish Cave (Reed 1966; Wendt 1966). The focus on fishing activities by the inhabitants of Catfish Cave is also demonstrated by the numerous bone harpoons. Both Makhadma and Catfish Cave are typically located adjacent to a large wadi that allowed a prolonged fishing season. It is obvious that otters, as well as other ichthyophagic species, must have been present in such a favourable fishing environment. No such other species were found at Makhadma or Catfish Cave, but at the Late Palaeolithic fishing sites of Wadi Kubbaniya, where no otters were identified, the presence has been reported of herons and egrets (Ardeidae), pelicans (*Pelicanus*) and cormorant (*Phalacrocorax*) (Gautier & Van Neer 1989). These species are also attracted by the high concentration of fish (Bell-Cross 1974) and consequently may also become the prey of man.

The effect of the spotted-necked otter on the fish populations and fisheries has been analysed in detail for a population of Lake Muhazi, Rwanda (Lejeune 1989b, 1990). In this lake, the small *Haplochromis* species are not exploited by the fishermen that rather concentrate on the larger tilapia and *Clarias* catfish. Analysis of otter spraints, combined with direct observation of the feeding habits, has shown that the spotted-necked otter in Lake Muhazi actively captures *Haplochromis* and the smaller tilapia and that it also attacks the tilapia and catfish trapped in fishing nets (Lejeune 1990). It appeared that about a quarter of all tilapia and catfish caught in experimental fishing nets (with a mesh size of 4.5–5 centimetres) were attacked by the otters, and that about half of these fish became unsuitable for human consumption (Lejeune 1989b). In nets with a larger mesh size (6.5 cm) it was noted that all the catfish and 70% of the tilapia were attacked by otters. The damage done by otters to the total amount of fish captured by the Lake Muhazi fishermen, including those taken by other techniques than netting, was estimated to affect about one seventh of all landed fish.

It is unclear to what extent otters may have been interfering with the Late Palaeolithic fishing activities or if their presence was judged by the fishermen to be harmful to their fisheries. Most damage is done today to large catfish and tilapia larger than 20 cm trapped in the nets. A reconstruction of the body lengths of the fish caught at Late Palaeolithic Makhadma shows that tilapia larger than 20 cm were exploited, but that mainly smaller individuals were captured (Van Neer *et al.* 2000: 275 & 277). Except for the possible net weights found at one of the Makhadma sites, no evidence for nets is available. Only when nets were used, the damage would have been obvious and could have stimulated the active hunt for otters. In any case, since the majority of the exploited tilapia at Makhadma were smaller individuals, visible damage caused by otters would have been minimal. The fact that otter remains have thus far only been found on specialised fishing sites must not necessarily be related to competition for the same food resources. It may simply be a result of the fact that otters and men exploited the same territories and that the animals therefore also became an easier prey for man. Observations on the Rwandese spotted-necked otter have shown that the animals avoid areas where there is too much human disturbance, although they often show their curiosity for swimming children or passing dugouts (Lejeune 1989a). The animals never get caught in the traditional nets, but are regularly trapped in fishing baskets which is an important cause of mortality. In recent times, *Lutra maculicollis* has been intensively pursued for its fur, often during organised hunting parties with the aid of dogs. The species is also sensitive to habitat destruction causing loss of favourite sheltering places. In Rwanda, the increase in human population has resulted in partial replacement of well-vegetated shores by pasture land and cultivated fields (Lejeune 1989a: 193).

The absence of otters at Predynastic and later sites is possibly related to the fact that no specialised fishing sites are known from those periods. In addition, people became sedentary and domestic animals and plants were in use, which probably had a negative impact on the environment and on the otter populations. In more recent times, probably only a few centuries ago, the steady increase of human populations would have finally resulted in the local extinction of the species. Other archaeozoological evidence for habitat degradation along the Egyptian Nile is provided by Hutterer (1994). He described a thus far unknown species of shrew (*Crocidura balsamifera*) from New Kingdom animal tombs near Thebes. Apparently this shrew is totally extinct today, but a comparison with extant species indicates that it has affinities with shrews favouring swamps or gallery forests.

The exact relationship between the former otters and fishermen remains unclear. The animals may have been killed because they were considered a nuisance to the fisheries. The remains found probably represent food refuse, although it is not excluded that the animal's fur was also used. Kingdon (1977) reports that several African carnivores are traditionally eaten, but he does not mention this specifically for any of the otters. Both historic and archaeozoological evidence for the consumption of common otter meat in Italy is known for the 16th to 19th centuries AD (De Grossi Mazzorin & Minniti 1999). In 10 % of the femurs, exostoses were found near their distal end, pathologies that may be related to the keeping in captivity. In 19th century Italy, common otters were trained to help and capture fish, in a way similar to the exploitation of cormorants. The compilation by Harris (1968) of the numerous records for such practices shows that otters were already used as an aid in fishing in China as early as the Tang Dynasty (AD 606-916). It would be too speculative to suggest such a relationship or taming for the Late Palaeolithic, a period during which no domestic animals were available yet. In the Pharaonic or later iconographic record no evidence is available that could point in the direction of otter taming.

Acknowledgements

This text presents research results of the Belgian Programme on Interuniversity Poles of Attraction, initiated by the Belgian State, Prime Minister's Office, Science Policy Programming. I also express my gratitude to Dr. G. Lenglet (Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Brussels) who made modern material available for study and to Dr. T. Dayan (Zoological Museum, Tel Aviv University) who provided me with postcranial measurements for *L. l. seistanica*.

Zusammenfassung

Aus dem Fundmaterial der spät-paläolithischen Fischer-Stationen Makhadma 2 and 4 werden Skelettreste von Ottern beschrieben. Es handelt sich dabei um den zweiten archäozoologischen Fund von Ottern in Ägypten und um den ersten Fund, der eine Determination auf Artniveau erlaubt. Die möglichen Ursachen für die Seltenheit von Otterfunden in Fundstellen entlang des Nils in Ägypten werden ebenso diskutiert wie mögliche Ursachen für das rezente lokale Aussterben der Arten. Die Konsequenzen dieser Knochenfunde für die Interpretation von Tierdarstellungen und -statuetten im Alten Ägypten werden kurz erwähnt.

References

Bell-Cross, G. (1974): A fisheries survey of the upper Zambezi River system. – Occasional Papers of the National Museum of Rhodesia, B5: 279–338.

Boessneck, J. (1988): Die Tierwelt des alten Ägypten untersucht anhand kulturgeschichtlicher und zoologischer Quellen. – Verlag C. H. Beck, München.

Brunner-Traut, E. (1968): Ägyptische Mythen im Physiologus (zu Kapitel 26, 25 und 11). – Pp. 13–44, in Festschrift für Siegfried Schott zu seinem 70. Geburtstag am 20. August 1967 (W. Helck ed.). Otto Harrassowitz, Wiesbaden.

Dayan, T., D. Simberloff, E. Tchernov & Y. Yom-Tov (1991): Calibrating the paleothermometer: climate, communities, and the evolution of size. – Paleobiology 17: 189–199.

De Grossi Mazzorin, J. & C. Minniti (1999): Diet and religuous practices: the example of two monastic orders in Rome between the XVIth and XVIIIth centuries. – Anthropozoologica 30: 33–50.

Driesch, A. von den (1976): A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. – Peabody Museum Bulletin 1. Harvard University Press, Harvard.

Gautier, A. & W. Van Neer (1989): The animal remains from the Late Paleolithic sequence in Wadi Kubbaniya. – Pp. 119–161, in The Prehistory of Wadi Kubbaniya, Vol. 2, Stratigraphy, paleoeconomy and environment (F. Wendorf, R. Schild & A. E. Close eds.). Southern Methodist University Press, Dallas.

Haltenorth, T. & H. Diller (1980): A field guide to the mammals of Africa. – Collins, London.

Harris, C .J. (1968): Otters. – Weidenfeld and Nicolson, London.

Harrison, D. L. (1968): The mammals of Arabia. – Ernest Benn Ltd., London.

Houlihan, P. F. (1996): On Herodotus (II, 72), and the question of the existence of the otter (*Lutra* sp.) in Ancient Egypt. – Göttinger Miszellen 153: 45–55.

Hutterer, R. (1994): Shrews of Ancient Egypt: biogeographical interpretation of a new species. – Pp. 407–413, in Advances in the Biology of Shrews (J. F. Merritt, G. L. Kirkland, Jr. & R. K. Rose eds.). Carnegie Museum of Natural History, Special Publication 18.

Keimer, L. (1942): Quelques représentations rarissimes de mustélidés conservées sur des bas-reliefs de l'ancien empire. 1. La loutre (*Lutra* sp.). – Etudes d'Egyptologie 4: 1–10.

Kingdon, J. (1977): East African Mammals. Volume III Part A (Carnivores). – Academic Press, London.

Lejeune, A. (1989a): Ethologie des loutres (*Hydrictis maculicollis*) au lac Muhazi, Rwanda. – Mammalia 53: 191–202.

Lejeune, A. (1989b): Les loutres, *Lutra (Hydrictis) maculicollis* Lichtenstein, et la pêche artisanale. – Revue de Zoologie africaine 103: 215–223.

Lejeune, A. (1990): Ecologie alimentaire de la loutre (*Hydrictis maculicollis*) au lac Muhazi, Rwanda. – Mammalia 54: 33–45.

Osborn, D. J. & I. Helmy (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). – Field Museum of Natural History, Chicago.

Pohle, H. (1920): Die Unterfamilie der Lutrinae. – Archiv für Naturgeschichte A 85: 1–246.

Reed, C. A. (1966): Organic remains from Yale University Nubian Expedition's archaeological sites D1-21B and W0-2A, with a discussion of the radiocarbon determinations. – Postilla 102: 35–45.

Rosevear, D. (1974): The carnivores of West Africa. – Trustees British Museum (Natural History), London.

Van Neer, W., E. Paulissen & P. M. Vermeersch (2000): Chronology, subsistence and environment of the Late Palaeolithic fishing sites of Makhadma-2 and 4. – Pp. 271–287 in Palaeolithic living sites in Upper and Middle Egypt (P.M. Vermeersch ed.). Leuven University Press, Leuven.

Vermeersch, P. M., E. Paulissen & W. Van Neer (1989): The Late Palaeolithic Makhadma sites (Egypt): environment and subsistence. – Pp. 97–114 in Late Prehistory of the Nile Basin and the Sahara (L. Krzyżaniak & M. Kobusiewicz eds.). Poznań Archaeological Museum, Poznań.

Vermeersch, P. M., Paulissen, E. & D. Huyge (2000): An Afian site at Makhadma 4. – Pp. 175–218 in Palaeolithic living sites in Upper and Middle Egypt (P. M. Vermeersch ed.). Leuven University Press, Leuven.

Wendt, W. E. (1966): Two prehistoric archaeological sites in Egyptian Nubia. – Postilla 102: 1–34.

Wreszinski, W. (1927): Bericht über die photographische Expedition von Kairo bis Wadi Halfa zwecks Abschluss der Materialsammlung für meinen Atlas zur altägyptischen Kulturgeschichte. – Max Niemeyer Verlag, Halle a.d.S.

Dr. Wim Van Neer, IUAP P4/12, Royal Museum of Central Africa, B-3080 Tervuren, Belgium.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 211–219	Bonn, Dezember 2002

Archäozoologisch-kulturhistorische Auswertung frühgeschichtlicher Krokodilknochen aus Al-Ma'abda (Mittelägypten)

Joris Peters & Angela von den Driesch

Abstract. Excavations at the Roman temple of Al-Ma'abda recovered an accumulation of burnt bone in a pit. The majority of the remains pertain to Nile crocodile. The results of the archaeozoological analysis are presented and confronted with written information on crocodile cult in Middle and Upper Egypt as described by *Herodotus* (ca. 500–424 BC) in his *Histories*.

Key words. Nile crocodile, Egypt, Antiquity, religious practices.

Einleitung

Im September 1993 hatten wir Gelegenheit während eines kurzen Aufenthaltes auf Einladung von Frau Prof. Dr. U. Rößler-Köhler (Ägyptologisches Seminar, Univ. Bonn) in Al-Ma'abda eine ausgefallene Aufsammlung von verbrannten Tierknochen aus einem Tempelareal in der antiken Stadt gleichen Namens nördlich von Assiut zu untersuchen.[1] Diese Aufsammlung stammt aus einer in das Lehmziegelpflaster eingetieften Grube (Nr. 143 u. 149) der „Räumlichkeit C". Die Grube (Abb. 1) war nur 0,5 m tief, ihre seitlichen Ausmaße betrugen ca. 1,34 m N-S und ca. 1,60 m O-W. Sie wies keine weitere Ausgestaltung auf. In ihr fanden die Archäologen während der Grabungskampagne 1991 „stark zerstörte Überreste von Krokodilmumien, die zunächst zerhackt und geplündert und danach verbrannt worden waren. Eine Feuerstelle auf dem nordwestlichen Pflaster von C, direkt an M23 angrenzend angelegt, wies gleichfalls Reste der Mumien auf. Teile der in Stuck nachgeformten Tierkörper (mit Blattgoldauflage außen und Bindenabdrücken innen) ohne Brandspuren, in Stuckresten der Unterseiten noch erkennbare Abdrücke von Holzplatten, auf denen die Stuckkörper einst montiert waren, winzige Reste von Bronzeanhängern und anderem Bronzeschmuck und zahlreiche verbrannte, aber charakteristische Tierknochen ergeben das Bild von Krokodilmumien aus römischer Zeit, die im Tempelbereich zu kultischen Zwecken benutzt wurden" (Rößler-Köhler 1994).

Tierartliche Zusammensetzung

Bei den durchwegs verbrannten bis ausgeglühten Tierknochen (Fundzahl = 4256) handelt es sich in der Tat mehrheitlich um Reste des Nilkrokodils, *Crocodylus niloticus* (Tab. 1). Es sind aber auch Knochen anderer Tierarten darunter gemischt,

---

[1] Bei dieser Gelegenheit möchten die Bearbeiter der Tierreste ihren herzlichen Dank für die Gastfreundschaft und Hilfe, die sie am Grabungsort erfuhren, an Frau Prof. Rößler-Köhler und ihre Mitarbeiter ausdrücken.

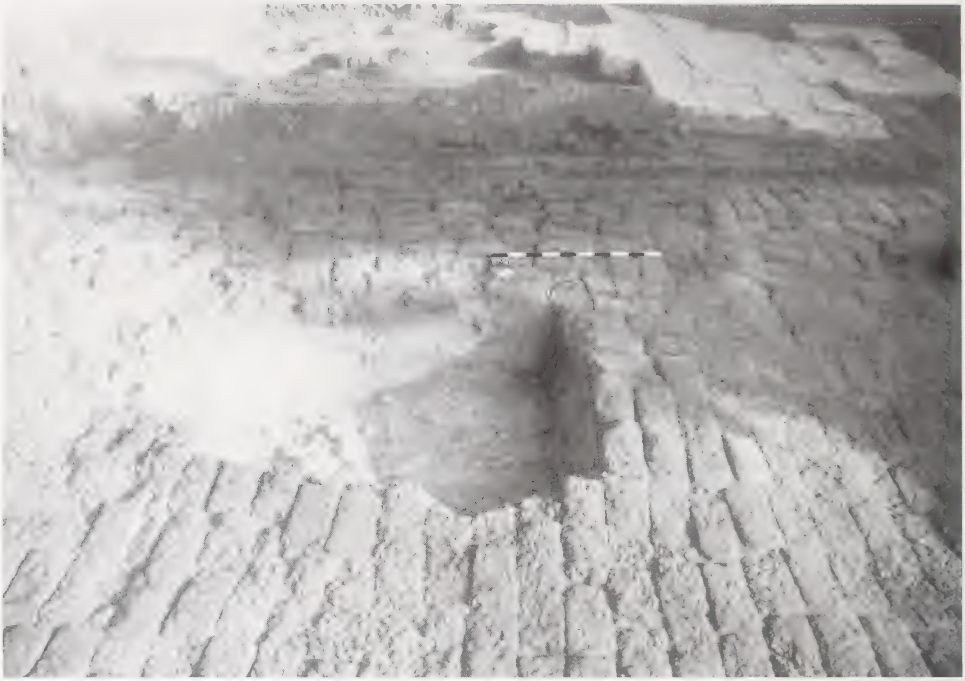


Abb. 1: Al Ma'abda – Tempelareal mit in das Lehmziegelpflaster eingetiefter Grube.

und zwar vom Rind, von kleinen Wiederkäuern, davon erkennbar nur Ziegenknochen, vom Hund, von einer Rohrweihe, *Circus cyaneus,* sowie vom Nilbuntbarsch, *Tilapia ?nilotica,* und von einer Raubwelsart der nahe verwandten Gattungen *Clarias/Heterobranchus* (Tab. 1). Insgesamt zehn Schaf- und Ziegenknochen und zwei Hundeknochen sind verbrannt, der Rest der nicht vom Krokodil stammenden Funde ist unverbrannt. Es handelt sich um kleinteiligen Siedlungsabfall, ohne größeren Aussagewert. Kein einziges Maß zur Größenbestimmung der Knochen konnte abgenommen werden; kaum, dass zu erkennen ist, dass einige der Knochen der bäuerlichen Wirtschaftstiere jung sind. Wir können uns ihre Anwesenheit in der Grube nur damit erklären, dass beim Anlegen der Grube unter dem Pflaster befindlicher Abfall ausgehoben und dann beim Zuschütten der Grube wieder verfüllt wurde. Bei diesem Vorgang sind wohl auch die kalzinierten Knochen der kleinen Wiederkäuer und jene des Hundes hineingekommen, die sich vermutlich in der Nähe der Feuerstelle befanden, wo man die Krokodilmumien verbrannt hat.

Tabelle 1: Fundübersicht.

Krokodil	4.163 kalziniert
Rind	7
Schaf und Ziege	50 + 10 kalziniert
Ziege	13
Schwein	5
Hund	1 + 2 kalziniert
Rohrweihe	2
Buntbarsch	2
Raubwels	1
Summe	4.256

Individuenzahl und Größe der Krokodile

Die Tatsache, dass vom Krokodil alle Teile des Skeletts vorliegen (Tab. 2) und dass Binden- und Stuckreste gefunden wurden, zeigt, dass die Krokodilmumien *in toto* verbrannt worden waren, wie dies ja bereits während der Bergung erkannt worden war. Infolge der Feuereinwirkung sind die meisten Knochen zersprungen, so z. B. sämtliche Schädel, aber auch die großen Röhrenknochen. Nur die kurzen, kompakten Knochen wie Carpalia, Tarsalia und Phalangen sowie die Langknochen von (sehr) jungen Tieren sind ganz erhalten geblieben, jedoch durch die große Hitze verbogen. Das erschwert die Bestimmung der Individuenzahl erheblich. Aus den proximalen bzw. distalen Gelenkenden und den Corpora der großen Röhrenknochen sowie bestimmten charakteristischen Schädelteilen, wie dem gut erkennbaren Epioticum, wurde diejenige Zahl an Individuen berechnet, die die Knochen jeweils mindestens repräsentieren, die sog. Mindestindividuenzahl (MIZ). Die höchste MIZ ergaben die Scapulae (19), gefolgt von Radien und Femora mit je 18. Da aber die einzelnen Skelettabschnitte jeweils unterschiedlich große Tiere vertreten, mal größere, mal kleinere, mal nur mittelgroße, lag die Zahl der verbrannten Krokodile sicherlich weit höher als die Zahl, die sich aus den Scapulae ergibt, nämlich 19. Sie kann dennoch doppelt so hoch gewesen sein. Es ist jedoch nicht möglich, bei diesem Kalzinierungs- und Zersplitterungsgrad die Zahl der Tiere auch nur annähernd anzugeben.

Tabelle 2: Verteilung de Krokodilknochen über das Skelett.

	Fundzahl	Mindestindividuenzahl
Neurocranium	415	15
Viscerocranium	230	11
Dentale, Articulare u. Angulare	125	10
Costae	630	
Atlas	5	5
Epistropheus	3	3
Thorakale Wirbel	217	
Andere Wirbel	817	
Sacrum	16	16
Clavicula u. Coracoid	12	
Scapula	37	19
Humerus	23	16
Radius	30	18
Ulna	32	17
Pubis, Ilium u. Ischium	55	
Femur	28	18
Tibia	25	15
Fibula	22	12
Calcaneus	14	9
Talus	14	11
Carpalia u. Tarsalia	38	
Metacarpus	40	
Metatarsus	58	
Metapodien	11	
Phalangen	125	
Hautknochen	1.066	
Röhrenknochensplitter	75	
Summe	4.163	19

Außer Ma'abda gab es auch andere Zentren der Krokodilverehrung und -bestattung (Kákosy 1980), beispielsweise im Faijum sowie in Theben, Esna (Lortet & Gaillard 1903: 181 f.), Kom-Ombo (Lortet & Gaillard 1909: 295 ff.) und Elkab (De Meulenaere 1969; Gautier & Hendrickx 1999). In Elkab, zum Beispiel, soll es noch Ende des 19. Jahrhunderts Überreste von Krokodilmumien in unmittelbarer Nähe der zu diesem Zweck in die Felswand angelegten, rechteckigen Gräber gegeben haben. Heute finden sich leider nur noch vereinzelt Krokodilknochen im Hangschutt (Gautier & Hendrickx 1999); entsprechend gering ist ihr archäozoologischer Aussagewert. Wie unvollständig das Wissen über die Größe der bestatteten Krokodile insgesamt ist, verdeutlicht folgendes Zitat J. Boessnecks (1988: 108 f.): „Bei den zu Tausenden in einer ganzen Reihe von Grabstätten abgelegten und wieder ausgegrabenen Krokodilmumien sollte man meinen, wir wüssten gut über die Größe der altägyptischen Krokodile Bescheid. Das ist aber keineswegs der Fall. Einmal ist von ‚riesenhaften Ungeheuern' die Rede, ein andermal von 4,50 m, 4,75 und 4–5 m. Im Ägyptischen Museum in Kairo liegen am Ende des langen, schmalen Raumes mit den Tiermumien zwei gewaltige Krokodile auf Schränken, das größere etwa 5,40 m lang. Für angebliche 'full sized crocodiles' aus Tebtynis im Süden des Faijum, einem Friedhof für "over a couple of thousand crocodiles" wird nur eine Längenspanne von 'six to eight feet', angegeben, also etwa 1,80–2,45 m. Zwei Schädel unter den Tierresten aus Tuna el-Gebel, die einzigen Krokodilnachweise in den Tiergalerien, lassen auf 4,50 und 5,50 m Totallänge der Tiere schließen (Boessneck & von den Driesch 1987: 199 f.). Den weitaus größten Teil der (in der Literatur erwähnten) mumifizier-

Tabelle 3: Maße einiger Krokodilknochen in mm. Alle Knochen sind kalziniert (Größenschwund vermutlich in der Größenordnung von 5 bis 15%). Zur Orientierung wurden die ***Maße*** eines ca. 1,65 m langen Nilkrokodils aus der Institutssammlung aufgeführt.

1) Breite der *Facies articularis* des *Condylus occipitalis*: 12,0 [***15,0***]; 22,5; 25,0; 37,5; 41,0; 42,0
2) Kleinste Breite des *Os frontale*: [***15,5***]; 29,5; 37,5; 59,0; 80,0
3) Länge des *Os nasale*: [***97,5***]; 140,0
4) Breite des *Facies articularis* des *Quadratum*: 13,2; 14,0; [***17,0***]; 21,0; 25,2; 35,0; 52,5; 60,5; 71,0; 84,5; 85,0
5) Breite des *Facies articularis* des *Os articulare*: 9,0; 9,5; [***19,5***]; 25,0; 36,0; 41,0; 62,5; 63,0; 65,0; 80,5; 82,0; 87,0; 90,0
6) *Epistropheus*, Größte Länge des Dens epistrophei: [***31,8***]; 86,5; 87,0
7) *Scapula*, Größte Breite des *Facies cranialis*: 11,3; 11,5; [***19,0***]; 35,0; 39,0; 39,5; 44,0; 44,3; 44,4; 44,5; 46,5; 73,0; 93,0; 93,5; 94,5; 96,0
8) *Humerus*, Größte Länge: 24,0; 74,5; [***89,5***]; 130,0; 156,0; 280,0
9) *Humerus*, Breite distal: 10,0; 19,4; [***24,5***]; 27,5; 33,0; 37,0; 48,5; 69,0; 76,5; 79,5
10) *Radius*, Größte Länge: [***55,5***]; 150,0
11) *Radius*, Breite proximal: [***13,5***]; 22,0; 22,5; 35,0; 37,0; 39,0; 40,0; 41,5
12) *Ulna*, Größte Länge: 46,5; [***63,5***]; 170,0; 180,0
13) *Os femoris*, Größte Länge: 24,0; 51,0; 76,5;86,0; [***99,5***]; 148,0; 270,0; 280,0; 325,0
14) *Os femoris*, Breite distal; 8,5; 10,5; 10,8; 11,2; 17,0; 19,5; 23,0; [***23,5***]; 31,0; 37,0; 37,5; 59,5; 61,0; 74,0; 74,5; 75,0; 79,0
15) *Tibia*, Breite proximal: 11,0; [***19,0***]; 24,0; 26,0; 28,5; 31,8; 49,0; 50,0; 51,0; 53,0; 55,0; 57,5; 62,5; 63,0
16) *Calcaneus*, Größte Länge: 17,3; [***21,5***]; 26,0; 29,0; 32,0; 56,3; 56,5
17) *Talus*, Größte Länge: 13,0; 15,5; [***18,5***]; 24,5; 25,0; 25,3; 33,0; 35,0; 48,2; 56,0; 57,0; 57,5; 58,0

ten Krokodile stellen aber um 30 cm lange Tiere; das heißt, daß es sich um bei oder bald nach dem Schlüpfen eingegangene Krokodile handelt."

Betrachtet man das Fundgut von Ma'abda, wird offensichtlich, dass alle Größen- und Altersgruppen vorkommen, vom frisch geschlüpften Krokodil (Nilkrokodile sind bei der Geburt 26 bis 34 cm lang; Grzimek 1980) über Jungkrokodile von 1 bis 2 Meter Länge bis hin zu alten, stattlichen Tieren (> 4 m). Zur Beurteilung der Größe der Krokodile von Ma'abda wurden Knochenmaße in Anlehnung an die von von den Driesch (1999) definierten Messstrecken abgenommen. Die Ergebnisse sind der Tabelle 3 zu entnehmen. Zwar belegen sie eine beachtliche Variation in der Knochengröße, wir wagen es aber nicht, aus den Maßen an verbrannten bzw. ausgeglühten Knochen die dazugehörenden Lebendgrößen zu rekonstruieren, denn bei hohen Temperaturen ist mit einer Schrumpfung der Knochen von bis zu 15 % zu rechnen (von den Driesch 1999: 3 f.; Spennemann & Colley 1989, Table 2). Trotzdem zeigt der Vergleich mit Maßen eines ca. 1,65 m großen Nilkrokodils aus der Institutssammlung (in Tabelle 3 jeweils in eckigen Klammern kursiv aufgeführt), dass ein Großteil der in Ma'abda geborgenen Funde von Tieren, die deutlich länger als 2 m gewesen sind, stammen muss. Vorausgesetzt Körperlänge und Röhrenknochen stehen annähernd in einem linearen Verhältnis, ergibt sich aus den Maßen weiterhin, dass sich unter den angetroffenen Krokodilen mindestens einige Individuen befanden, die eine Gesamtlänge von über 5 m aufwiesen. Bekanntlich können Nilkrokodile unter guten Lebensbedingungen Längen bis zu 7 Meter erreichen (Wermuth 1964: 380 ff.). Ob man in der Kulthöhle von Ma'abda solche Riesenexemplare aufbewahrt hat, entzieht sich unserer Kenntnis.

Zwei der mumifizierten Krokodile litten zu Lebzeiten an einer chronisch degenerativen Kiefergelenkentzündung, die sich durch Aushöhlungen und Hyperostosenbildung der Gelenkfläche am Os articulare (Unterkiefergelenk) und in einem Fall an der entsprechenden Gelenkfläche des Quadratum, das mit dem Oberschädel verwachsen ist, manifestieren. Beide Tiere waren in etwa 3,50 – 4 m groß und dementsprechend bereits höher betagt.

Kulturhistorische Bewertung der Funde

Das Krokodil war dem krokodilköpfig dargestellten Gott Sobek heilig (mehr s. Brunner-Traut 1980; Kákosy, 1980; Leca 1982: 216 ff.). Dazu der Geschichtsschreiber Herodot von Halikarnassos (ca. 500–424 v. Chr.): „Ein Teil des ägyptischen Volkes hält die Krokodile für heilig, andere nicht, sondern verfolgen sie wie Feinde. Besonders heilig hält man sie in Theben und am Moirisee. In diesen beiden Landschaften unterhält man je ein auserwähltes Krokodil, das ganz zahm gemacht ist, dem sie Ohrgehänge aus Glasfluss und Gold in die Ohren tun und Ringe um die Vorderfüße legen, auch besondere Speisen und Opfer darreichen und es auf das allerbeste pflegen, so lange es lebt. Stirbt es, so wird der Leichnam eingelegt und in heiligen Gräbern beigesetzt. In der Gegend von Elephantine (Nilinsel gegenüber der Stadt Assuan) dagegen gilt es nicht für heilig, sondern wird sogar gegessen."

Krokodilmumien finden sich, wie gesagt, an verschiedenen Orten Ägyptens, besonders zahlreich und wohlerhalten aber in einer ausgedehnten Höhle bei Ma'abda, die weit in das Kalksteingebirge hineingehauen ist und vor deren Eingang „Knochen und Leinwandfetzen von Krokodilen und Mumien zerstreut herumliegen", wie uns der bekannte Tierforscher A. E. Brehm zu berichten weiß. Er hat 1869 sogar einige der in mit Pech durchtränkte Leinentüchern gehüllten Mumien aus der Höhle begutachtet und schildert, wie er in den Stollen und Grottengewölben umherkletterte und was er dabei beobachtete: „Etwas weiter nach hinten, in einem zweiten, noch größeren, Gewölbe, liegen die Mumien der Krokodile, Tausende über Tausende geschichtet, von allen Größen, die Mumien von riesenhaften Ungeheuern und eben ausgeschlüpften Jungen, selbst eingetrocknete, mit Erdpech getränkte Eier. Alle größeren Krokodile sind mit Leinwand umhüllt und insofern besonders behandelt worden, als man sie einzeln beisetzte, während die kleineren zwar mit derselben Sorgsamkeit eingepackt, aber zu 60–80 Stück in langen, an beiden Enden zugespitzten und zusammengebundenen Körben aus Palmzweigen aufbewahrt wurden. Genau in derselben Weise hat man auch die Eier eingepackt. Wenn man diese Berge von Leichnahmen der heiligen Tiere betrachtet, kommt einem der Gedanke ganz von selbst, dass es mit der Heilighaltung der Krokodile eine eigentümliche Bewandtnis haben musste, dass die alten Ägypter die Krokodile eher fürchteten als verehrten und sie auf jede Weise zu vermindern suchten. Alle die Ungeheuer, deren Leichnahme man hier liegen sieht, waren gewiss nicht eines natürlichen Todes verblichen, vielmehr getötet und dann einbalsamiert worden…“ (Brehms Tierleben, 3. Auflage, 1893: 520 f.).

Ob Brehm die Situation aus religionswissenschaftlich-historischer Sicht richtig beurteilt hat, ist eine Frage, die hier nicht weiter diskutiert werden soll (vgl. Brunner-Traut 1980, Lexikon der Ägyptologie, Stichwort Krokodil). Ob die Mehrheit der Krokodile keinen natürlichen Tod starb, sondern für kultische Zwecke getötet wurde, lässt sich jedoch anhand der vorliegenden Funde nicht beurteilen. Krokodile zu fangen, stellte für die Bewohner im alten Ägypten im allgemeinen kein größeres Problem dar. Sie kannten die charakteristischen Bruthügel und konnten daraus die Eier und Jungkrokodile entnehmen, nachdem das Muttertier, das seine Brutstätte stets sorgfältig bewacht, überlistet und weggelockt oder sogar getötet worden war. Eine Schilderung, wie man Krokodile fing, ist von Herodot (II,70) überliefert: „Die Jagd des Tieres betreibt man auf viele und mannigfaltige Arten, davon ich nur eine beschreiben will, die mir die merkwürdigste erscheint. Der Jäger steckt einen Schweinerücken als Köder auf einen Angelhaken und wirft ihn mitten in den Strom, er selber steht am Ufer mit einem lebendigen Ferkel, das er schlägt. Sobald das Krokodil die Stimme des schreienden Ferkels hört, fährt es darauf zu, trifft den Rücken und schluckt ihn hinab. Nun zieht man es ans Land, wo der Jäger ihm zuerst die Augen mit Lehm zuschmiert. Gelingt ihm dies, so wird er leicht mit ihm fertig, sonst kostet es viel Mühe.“

Auf eine andere Möglichkeit der Beschaffung von Krokodilen für kultische Zwecke sei an dieser Stelle noch hingewiesen. In seiner *Historia animalium* (VI,2) bemerkt Aristoteles (384/383–322 v. Chr.) im Rahmen seiner Ausführungen über das Vogelei, dass aus Eiern, in Mist vergraben, Junge schlüpfen können. Als Gewährsmann kommt Demokrit von Abdera (ca. 460–380/370 v. Chr.) in Frage, der auf seine Ägyptenreise ein solches Phänomen beobachtet haben soll. Die Annahme ist berechtigt, dass Demokrits Aussage das Krokodil mit einschließt, ohne dass dies aber von Aristoteles explizit erwähnt wird. Auf dieses natürliche Vorbild geht wohl auch die Idee der künstlichen Brut zurück, die von den Ägyptern bereits im Altertum praktiziert wurde: Nicht nur wurden Eier in Mist vergraben, sondern darüber hinaus in

Gefäße deponiert, die man dann bis zum Schlupf gleichmäßig erwärmte (*Hist. anim.* VI, 2). Diese Vorgehensweise erwähnt auch Plinius (23/24–79 n. Chr) in seinem enzyklopädischen Werk *Naturalis historia* (X,154): „Vielleicht kommt daher die kürzliche Entdeckung, Eier, an einem warmen Ort in Spreu gelegt, bei mäßigem Feuer warmzuhalten und von einem Menschen umwenden zu lassen, wodurch zu gleicher Zeit und an einem bestimmten Tag die Jungen auskriechen.“ Ob die Bewohner Ägyptens diese Technik auch zum Ausbrüten von Krokodileiern angewandt haben, lässt sich nicht mehr nachvollziehen. Tatsache ist, dass es im 6. nachchristlichen Jahrhundert in Ägypten Anlagen gegeben hat, die dem Ausbrüten von Hühner- und Gänseeiern dienten und in ähnlicher Form sogar bis in das 20. Jahrhundert existierten (Jacquet 1979; Meeks 1996).

Historisch betrachtet, ist auch die Aussage Herodots (II, 69), dass in der Gegend von Elephantine Krokodile nicht für heilig gehalten, sondern gegessen werden, von besonderem Interesse angesichts der Fülle analysierter Tierknochen aus der Siedlung bzw. späteren Stadt auf der gleichnamigen Insel. Hält man sich beispielsweise die Gesamtzahl der Krokodilreste unter den analysierten Knochenfunden vor Augen, die in den Siedlungsabfällen ab ca. 3400 v. Chr. bis zur Zeitenwende angetroffen wurden, stellt sich die Frage, ob die Bewohner Elephantines überhaupt Krokodilfleisch gegessen haben: Auf über 80.000 anatomisch und tierartlich bestimmte Funde fanden sich insgesamt sechs (!) Knochen vom Krokodil (Katzmann 1990: 62; von den Driesch & Peters, in Vorb.), obwohl die erste Hälfte des genannten Zeitraumes durch eine intensive Nutzung der Nilressourcen zu Nahrungszwecken (Fische, Nilweichschildkröte, Wasservögel, Flusspferd) charakterisiert ist. Darüber hinaus ist eine Deutung dieser Funde – drei Hautknochen, ein Schädelfragment, ein Zahn und ein Humerus (Abb. 2) – als Überreste verspeister Panzerechsen nicht zwingend, weil beim Abziehen der Haut die Hautknochen in der Dermis verbleiben und Krokodilhäute verhandelt werden, während Krokodilschädel wohl auch damals als Trophäe, Kuriosum oder wertvoller Gegenstand galten, wie sich am Beispiel des Krokodilschädels im Heraion auf der Mittelmeerinsel Samos herausstellte. Dieser stammte von einem Tier von mindestens 5 m Länge (Boessneck & von den Driesch 1988: 8 f.). Unter den Tierknochen aus Elephantine fand sich auch ein Humerus, von dem nur die Gelenkenden erhal-

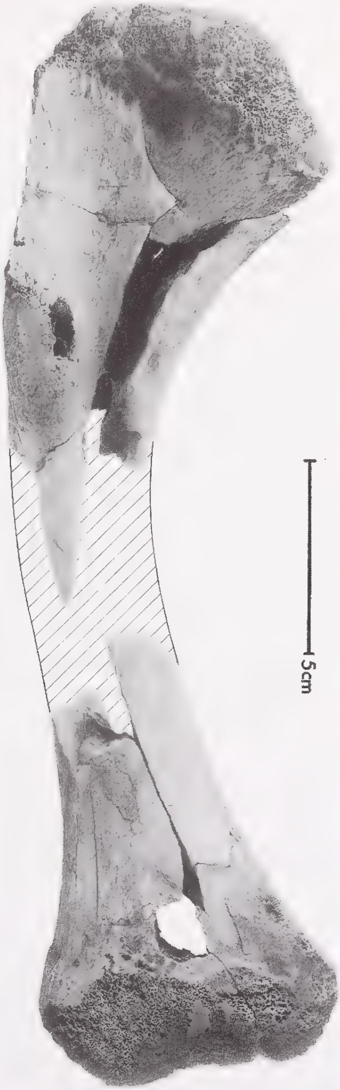


Abb. 2: *Crocodylus niloticus*, Humerus – Elephantine, Mittleres bis Neues Reich.

ten sind (Abb 2). Der Vergleich der Breitenmaße (Bp 81; Bd 78) mit den in Tabelle 3 aufgelisteten Meßwerten zeigt, dass auch dieses Individuum zu den größeren Exemplaren seiner Art zählte. Das Besondere an dem Fund ist die Tatsache, dass der Knochen proximal der distalen Gelenkrolle durchbohrt ist. Der Durchmesser jener Öffnung beträgt ca. 12 mm. Ein natürlicher Vorgang, z. B. ein Bohrgang eines Arthropoden, kann bei diesem Fundstück ausgeschlossen werden, wobei nicht so sehr Größe, Form und Lokalisierung der fast kreisrunden Öffnung ausschlaggebend sind, sondern vielmehr die dunkle Verfärbung der Spongiosa im Knocheninnern. Sie deutet darauf hin, dass sich im Knochen über längere Zeit ein Gegenstand aus Metall oder Holz befand. Die Funktion des Ganzen ist ungeklärt, jedoch handelt es sich wohl nicht um einen Gegenstand des täglichen Gebrauches, da vergleichbare Spuren bei den bisher untersuchten Langknochen anderer Großtiere (> 5000), darunter Nilpferd, Kuhantilope, Rind und Esel, weder in Elephantine noch in den Abfällen anderer Siedlungen beobachtet wurden. Auch die bildende Kunst des Alten Ägypten bietet diesbezüglich keine Anhaltspunkte, so dass die Interpretation offen bleiben muss: Trophäe, Kultobjekt oder sogar Heiliges Tier?

Alles in allem sollte aufgrund der Beobachtungen an den Tierknochen von Elephantine die o. g. Aussage Herodots nicht kritiklos übernommen werden: Krokodilfleisch stand, wenn überhaupt, nur äußerst selten auf dem Speiseplan der Bewohner der „Elephanteninsel“, möglicherweise auch deshalb, weil aufgrund ihrer Biotopansprüche Krokodile dort kaum vorgekommen sein dürften. Tatsächlich ist die Nillandschaft bei Assuan im unteren Bereich der ersten Nilstromschwelle von Felsformationen geprägt. So wurde die Stadt Elephantine am Südende der gleichnamigen Insel auf einer Granitschicht angelegt. Außerdem ist die Fließgeschwindigkeit des Nils bei Assuan relativ hoch. Krokodile bevorzugen jedoch langsam fließende bzw. stehende, ggf. seichte Gewässer mit Sonn- und Nistplätzen. Letztgenannte werden an steinarmen Sandstränden mit flachen Ufern angelegt. Heute fehlen solche Biotope nahe Elephantine weitgehend, und dies war wohl auch der Fall in vor- und frühgeschichtlicher Zeit, wenn man sich die tierartliche Zusammensetzung der Ichthyofauna vor Augen hält: Über 95 % der bei archäologischen Ausgrabungen geborgenen Fischknochen stammen von Arten, die sich bevorzugt in tieferen, schnell fließenden sauerstoffreichen Gewässern aufhalten, d. h. von Stachelwelsen (*Bagrus* spp.), Nilbarschen (*Lates niloticus*), Fiederbartwelsen (*Synodontis* spp.) und Barben (*Barbus* spp.). Dieser Befund sowie die Seltenheit von Krokodilknochen im Fundgut implizieren, dass wohl auch bereits damals die Flusslandschaft Elephantines kaum geeigneten Lebensraum für diese Reptilien bot. Ob man deshalb den Krokodilgott Sobek auf Elephantine nicht verehrte, muss aber dahingestellt werden.

Schlussfolgerung

Die aus der „Krokodilgrube“ von Al-Ma'abda geborgenen kalzinierten Knochen belegen zwar Tiere aller Altersgruppen und Größen, sie scheinen aber nicht von in einfache pechdurchtränkte Leinentüchern gewickelten Krokodilkörpern zu stammen, wie sie Brehm (1893) für die in geringer Entfernung des Tempels befindliche Höhle beschreibt. Dazu waren die Krokodilmumien vor ihrer „Entsorgung“ zu wertvoll ausgestattet. Warum diese Mumien nicht mehr benötigt wurden bzw. man sie zerlegte, verbrannte und danach im Tempelbereich wieder bestattete, bleibt allerdings eine Frage, auf die auch die Archäologie vorläufig eine Antwort schuldig bleiben muss.

Literatur

Aristoteles. *Historia animalium.* – Tierkunde. Die Lehrschriften herausgegeben, übertragen und in ihrer Entstehung erläutert von P. Gohlke. 2. Auflage. Schöningh, Paderborn 1957.

Boessneck, J. (1988): Die Tierwelt des Alten Ägypten. – Beck, München.

Boessneck, J. & A. von den Driesch (1987): Die Tierknochenfunde aus den Pavian- und Ibisgalerien von Tuna el-Gebel. – In: Boessneck, J. (Hrsg.), Tuna el-Gebel I. Die Tiergalerien. Hildesheimer Ägyptologische Beiträge 24: 37–221.

Boessneck, J. & A. von den Driesch (1988): Knochenabfall von Opfermahlen und Weihgaben aus dem Heraion von Samos (7. Jh. v. Chr.). – Uni-Druck, München.

Brehm, A. E. (1893): Brehms Tierleben, 3. Auflage, 7. Band. Die Kriechtiere und Lurche. – Bibliographisches Institut, Leipzig, Wien.

Brunner-Traut, E. (1980): Stichwort Krokodil. – In: Helck, W. & W. Westendorf (Hrsg.), Lexikon der Ägyptologie, Band 3, Sp. 791–801. Harrassowitz, Wiesbaden.

De Meulenaere, H. (1969): Sébek à Elkab. – Chronique d'Egypte 44: 13–21.

Driesch, A. von den (1999): A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites. 5th ed. – Peabody Museum Bulletin 1, Cambridge MA.

Gautier, A. & S. Hendrickx (1999): Vultures and other animal remains from a tomb in the Elkab necropolis, Upper Egypt: an exercise in salvage archaeozoology. – In: Becker, C., H. Manhart, J. Peters & J. Schibler (Hrsg.), Historia animalium ex ossibus. Festschrift für Angela von den Driesch: 161–179. Leidorf, Rahden/Westf.

Grzimek, B. (1980): Das Nilkrokodil. – In: Grzimeks Tierleben, Band 6, Kriechtiere: 135–147. DTV, München.

Herodot. Neun Bücher der Geschichte. Nach der Übersetzung von H. Stein. Bearbeitet und ergänzt von W. Stammler. – Phaidon, Essen 1984.

Jacquet, J. (1979): Des couveuses artificielles au sixième siècle de notre ère. – In: Vercoutter, J. (dir.), Hommages à la mémoire de Serge Sauneron, 1927–1976. Tome 2: 165–174. Institut français d'Archéologie Orientale, Le Caire.

Kákosy, L. (1980): Stichwort Krokodilskulte. – In: Helck, W. & W. Westendorf (Hrsg.), Lexikon der Ägyptologie, Band 3, Sp. 801–811. Harrassowitz, Wiesbaden.

Katzmann, L. (1990): Tierknochenfunde aus Elephantine in Oberägypten (Grabungsjahre 1976 bis 1986/87). Vögel, Reptilien, Fische und Mollusken. – Diss. med. vet., München.

Lortet, L. Ch. & C. Gaillard (1903): La Faune momifiée de l'ancienne Egypte. – Archives de Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon 8(2).

Lortet, L. Ch. & C. Gaillard (1909): La Faune momifiée de l'ancienne Egypte et Recherches anthropologiques. – Archives de Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon 10(2).

Leca, A.-P. (1982): Die Mumien. Zeugen ägyptischer Vergangenheit. – Econ, Düsseldorf/Wien.

Meeks, D. (1997): Les couveuses artificielles en Egypte. – In: Garcia, D. & D. Meeks (éds.), Techniques et économie antiques et médiévales: Le temps de l'innovation, pp. 132–134. Errance, Paris.

Plinius der Ältere. *Naturalis historia.* Naturkunde. Band X. Vögel. Herausgegeben und übersetzt von R. König im Zusammenarbeit mit G. Winkler. – Artemis, Zürich/München 1986.

Rößler-Köhler, U. (1994): 1. Vorbericht über die Grabungsaktivitäten des Bonner Ägyptologischen Seminars in der antiken Stadt bei Al-Ma'abda. – Mitteilungen des Deutschen Archäologischen Instituts, Abteilung Kairo 50: 253–268.

Spennemann, D. H. R. & S. M. Colley (1989): Fire in a pit: the effects of burning on faunal remains. – ArchaeoZoologia 3: 51–64.

Wermuth, H. (1964): Das Verhältnis zwischen Kopf-, Rumpf- und Schwanzlänge bei den rezenten Krokodilen. – Senckenbergiana biologica 45: 369–385.

Prof. Dr. Joris Peters, Prof. Dr. Angela von den Driesch, Institut für Paläoanatomie und Geschichte der Tiermedizin, Kaulbachstraße 37, D-80539 München.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 221–226	Bonn, Dezember 2002

Der Vogel gromphena bei Plinius: ein ausgestorbener Kranich auf Sardinien

Ragnar Kinzelbach

Abstract. An extinct crane-like bird, named gromphêna, which lived on the island of Sardinia (Italy) based on the testimony of Pliny the Elder (23/24 B.C. – 79 A.C.), is identified as a species of the *Grus primigenia* / *Grus antigone* complex, by evidence of etymology, linguistics, and faunal history.

Key words. Aves, Gruidae, *Grus primigenia*, *Grus antigone*, Sardinia, Plinius, extinction.

Material und Quellen

In Plinius (hist. nat. 30: 146) findet sich nachfolgende Stelle, wiedergegeben nach der Ausgabe von König (1991: Text S. 204–205): „gromphenam, avem in Sardinia narratam grui similem, ignotam iam etiam Sardis existimo." – „Man erzählt von einem in Sardinien vorkommenden, dem Kranich ähnlichen Vogel namens gromphena, der aber, wie ich glaube, auch den Sarden nicht mehr bekannt ist." Der Kommentar lautet (S. 275–276): „gromphêna, nicht bestimmbarer Vogel. Plinius (nat. hist. 26: 40) erwähnt eine als gromphaina bezeichnete Pflanze (‚Alte Sau'), die ebenfalls nicht bestimmbar ist."

Die Angabe über die Pflanze, ebenfalls nach König (1983: Text S. 36-37): „Gromphaena, alternis viridibus roseisque per caulem foliis, in posca sanguinem reicientibus medetur." – „Die ‚Alte Sau' <grómphaina>, mit abwechselnd grünen und rosaroten Blättern am Stengel, ist in Essigwasser ein Heilmittel für diejenigen, welche Blut speien." Der Kommentar (S. 233): „‚Alte Sau' (grómphaina): eine nicht näher bestimmbare Pflanze. Nach K. Sprengel soll es sich um den Dreifarbenfuchsschwanz, *Amaranthus tricolor* L. (Amaranthaceae), handeln."

Nach Leitner (1972: 131) „... ist eine Deutung unmöglich." Dem sei hier nicht nur widersprochen, sondern eine Deutung entgegengesetzt, die sich zwanglos aus dem Text ergibt, wenn man ihn nicht nur philologisch, sondern (a) genau und (b) mit einem naturwissenschaftlichen Realienfundus liest. Plinius hat sich schon vielfach als sehr knapp formulierte, jedoch zuverlässige Quelle erwiesen (z. B. Kinzelbach 1995a).

Interpretation

gromphena = gromphaina ≠ gromphas

1. Zu Anfang sei festgestellt, dass die in den Übersetzungen und Kommentaren genannte „Alte Sau" weder mit der von Plinius gemeinten Pflanze noch mit dem sardischen Kranich etwas zu tun hat. Nach Pape (1954: 507) gilt: „gromphás, -ádos, und gromphís, -ídos, hê, Mutterschwein, Sau, VLL. (=Vetera Lexica, d. i. Suidas, Hesychius, Etymologica, Photius)". – Denn:

gromphás ist griechisch, die Namen des Vogels gromphêna und der Pflanze gromphaena bei Plinius sind hingegen entweder sardisch oder stammen aus einem der italischen Dialekte (Sardinien kam 238 v. Chr. an Rom). Die unbegründete Konjektur in Betonung und Diphtong zu „grómphaina" im o. g. Kommentar (S. 233) beruht auf der unbewiesenen Ableitung des Pflanzennamens von griechisch gromphás.

Die Endung -aena oder -ena kann als feminin oder Neutrum interpretiert werden. Für das Mutterschwein machte Feminisierung keinen Sinn, weil es bereits als gromphás weiblich ist. Sollte das Wort gromphaena Neutrum sein, so trifft es erst recht nicht auf ein Mutterschwein zu.

Sowohl grch. gromphás als auch sard./lat. gromphaena sind lautmalende Bildungen. Ihr jeweiliges Vorbild stammt allerdings aus unterschiedlichen Tierklassen. Ihr partieller Gleichklang geht daher nicht auf Synapomorphie, sondern auf konvergente, parallele Entstehung zurück.

gromphás („die Grunzerin") läßt das geschäftige, beruhigende Grunzen (mhd. grumphzen, vgl. Grimm & Grimm 1984, urverwandt mit grch. *gromphizein) eines Schweines vernehmen. Man vergleiche die Comic-Interjektion: „grumpff…"

gromphêna, gromphaena gibt hingegen den trompetend schmetternden Ruf einer Kranich-Art wieder. Und zwar nicht den Fluglaut „gru", wie er im lateinischen Namen des Gemeinen Kranichs „grus" deutlich wiedergegeben wird, sondern die Stimme einer anderen Art (s. u.). Es sei hervorgehoben, dass noch zu Plinius' Zeit der Diphtong „ae" getrennt wie „a-i" oder „ä-i" ausgesprochen wurde, vgl. den Eigennamen Caesar, der über ahd. „keizer" zum Titel Kaiser wurde. Der zu Grunde liegende Ruf „gromfäina" läßt einen Wechsel zwischen tiefen, rollenden und hellen, schmetternden Lauten vernehmen.

Gromphás scheidet somit aus der Betrachtung aus. Die Pflanzen- und der Tiernamen gromphaena bzw. gromphêna sind etymologisch gleichzusetzen.

2. Wie kommt jedoch die Pflanze zum gleichen Namen wie das Tier? Es gibt eine inhaltliche Beziehung. Die Pflanze gromphaena ist auf Grund der zwei (nicht drei wie im Amaranth der o. g. Deutung) Farben, grün und rosa, ihrer Blätter identifizierbar als Ruprechtskraut, *Geranium robertianum* L. (Geraniaceae). Dieses ist offizinell. Es trägt, wie einige nahe verwandte Arten, an der gleichen Pflanze grüne und rötliche Laubblätter; diese stehen allerdings nicht **abwechselnd am Stengel**, was dem plinianischen Text – im Gegensatz zur o. g. Übersetzung – auch nicht zu entnehmen ist. Der Text besagt nur, dass sich die **Farben abwechseln**.

Diese Identifikation wird hervorragend bestätigt dadurch, dass die Pflanze den Kranich-Namen gromphena führt. Denn alle Geraniaceae (Storchschnabelgewächse) tragen mehr oder minder deutliche „Schnäbel" an ihren Früchten, die ihren gegenwärtigen, von grch. „geranós" = Kranich abgeleiteten wissenschaftlichen Gattungs- bzw. Familiennamen veranlassten. Sie gehen ebenfalls indirekt auf Plinius (26, 68: 108) zurück, der „geránion" das Kranichskraut erwähnte. In gleicher Weise gibt es im Deutschen den „Storchschnabel", unter Zugrundelegung eines anderen Vogels als *tertium comparationis*.

So wie sich geranium auf den Gemeinen Kranich bezieht, so lebt in gromphaena, einem zu Plinius' Zeiten wohl nur noch lokal erhaltenen Pflanzennamen, eigenständig eine ältere Bezeichnung für einen weiteren Kranichvogel fort.

Die Gleichsetzung des Etymons für Tier und Pflanze ist somit nicht nur strukturell berechtigt, sondern auch über die Bedeutung gesichert.

Wer war der Kranich gromphêna?

Der Bericht bezieht sich auf einen nach Gewährsleuten früher auf Sardinien lebenden, dem gewöhnlichen Kranich (*Grus grus* L.) ähnlichen Vogel namens gromphêna, woraus auf einen Ruf ähnlich wie „gromfäina" geschlossen werden darf. Was für eine Vogelart kommt dafür in Frage? Welche Gruppen von Argumenten führen weiter?

Bisher gibt es nur den Versuch einer Deutung durch Cetti (1776) als Flamingo (*Phoenicopterus roseus* L.). Abgesehen davon, dass Plinius und wohl auch seinen Gewährsleuten diese Art geläufig war, daher weder einen eigenen Namen noch den Vergleich mit dem Gemeinen Kranich erforderlich machte, fehlen hier die indirekte Bestätigung durch das Ruprechtskraut und die onomatopoetische Aussage des Namens. – Die hier vorgelegte Deutung wurde bei von den Driesch (1999) als briefliche Mitteilung durch den Autor zitiert.

Deutung durch Ausschlussverfahren (*per exclusionem*)

Der Gemeine Kranich *Grus grus* L., 1758, gibt besonders im Flug Variationen über den Laut (lat.) „grus" von sich, am Brutplatz weitere laute Rufe, die zu den Namen (grch.) „geranós" oder (ahd.) „chranuh", (dt.) „kranich", „kran", „kron" führen konnten, dagegen nicht zu „gromphêna". Nach Isidor von Sevilla (Lindsay 1957) gilt: „Grues nomen de propria voce sumunt." – „Kraniche erhalten ihren Namen nach ihrer Stimme." Der Gemeine Kranich war bis zum Beginn der Neuzeit in ganz Europa häufig und allgemein bekannt. Er zählt zu den am meisten genannten und abgebildeten Vögeln in der Antike (Keller 1913). Er kam kaum für einen regionalen Sondernamen in Frage.

Der Jungfernkranich, *Anthropoides virgo* L., 1758, ist auch aus dem westlichen Mittelmeergebiet in Reliktvorkommen bekannt, z. B. von Tunesien. Er ruft heller und lebhafter als *Grus grus*, jedenfalls nicht „gromphêna". Er trug in der Antike eigenständige Namen:

Bei Plinius, mit zutreffender Beschreibung, der „Balearische Kranich". Diese Bezeichnung wurde irrtümlich erst von Aldrovandi (1603: 327), später von Linnaeus (1759) auf den Kronenkranich (*Grus balearica* L.) übertragen, aufgrund einer Fehldeutung der Stelle bei Plinius 11, 122: „Pico Martio et grui Balearici natura cirros (in capite)". – „Schwarzspecht und Jungfernkranich haben von Natur aus Strähnen (Borsten) auf den Kopf." Gemeint sind die Nackenfedern des Jungfernkranichs und nicht die aufgerichteten Federborsten des Kronenkranichs.

Bei Plinius 10, 35 tritt mit der Bedeutung von „kleiner Kranich" das Wort „vipio(nes)" auf, vielleicht bezogen auf den Jungfernkranich, keinesfalls jedoch auf den viel später damit belegten Schwarznackenkranich, *Grus vipio* Pallas, 1811, aus Innerasien. Gemeint sein kann allerdings auch – und dies ist wahrscheinlicher – das Küken des Kranichs, vgl. auch Plinius 1 ind. libr. 10 sect. 69 mit „bibio", „pipio(nes)" für junge Tauben.

Der Schneekranich, *Grus leucogeranos* L., 1758, war besonders im östlichen Mittelmeergebiet einst Wintergast aus dem Bereich des Kaspischen Meeres, wo er bis in das 19. Jh. regelmäßig brütete (Boessneck 1987). Sein Auftreten auf Sardinien ist unwahrscheinlich und er hätte einen eigenständigen Namen bestimmt nicht nach dem Ruf, sondern nach dem auffälligen Weiß des Gefieders erhalten.

Der Kanadakranich, *Grus canadensis* L., 1758, vielleicht der gelbliche Kranich, der nach Isidor von Sevilla unter den Gemeinen Kranichen auftreten soll. Diese Stelle wurde vielfach zitiert, z. B. bei Gessner (1555), dort ist ein entsprechender, mit „falscher" Kopfzeichnung ausgestatteter Gemeiner Kranich abgebildet, übernommen und koloriert bei Marcus zum Lamm (Kinzelbach 1995b; Kinzelbach & Hölzinger 2000). Diese Art kam bis zu ihrem Erlöschen in Westsibirien möglicherweise auf dem Zug nach Europa, jedoch zu selten, zu unauffällig und dem Europäischen Kranich zu ähnlich in Verhalten und Aussehen, um einen eigenen Namen zu bekommen.

Der Pleistozänkranich, *Grus primigenia* Milne-Edwards, 1871. Diese Art war überwiegend schon am Ende der Würm-Eiszeit erloschen, wahrscheinlich eine Unter- oder Schwesterart des Saruskranichs, *Grus antigone* (L., 1758) (Tyrberg 1985, Northcote & Mourer-Chauviré 1985). Er ist das erste Beispiel unter den Kranichen für das „traditionelle Artensterben", mit dem Menschen als direkte Ursache für Aussterben oder Arealverlust.

Der Pleistozänkranich war in Frankreich weit verbreitet, wie viele Funde in der Dordogne ausweisen. Nach Soergel (1955, 1961) ist er auch in Deutschland aus dem neolithischen Ehrenstein und dem mesolithischen Hohen Viecheln in Mecklenburg bestimmt worden. Hierzu wirft allerdings Boessneck (in: von den Driesch & Boessneck 1969, S. 54) zu Recht die Frage auf: „...ob die individuelle Variabilität des Grauen Kranichs genug bekannt ist, um eine derartige Vermutung erhärten zu können." (Vgl. von den Driesch 1999).

Lydekker (1890) hielt *G. primigenia* aus der Dordogne und *G. turfa* Portis aus Italien für artgleich mit *G. antigone*. Nach Lambrecht (1933), und dem ist gewiss beizupflichten, ist der jüngere *G. turfa* eher identisch mit *G. grus*.

Für nachstehende Argumentation bedeutend ist der von Admiral Spratt entdeckte Maltakranich, *Grus melitensis* Lydekker 1890, aus dem späten Pleistozän von Malta (Lydekker 1890: 408–409, pl. 36: 2, 4, 5). Er stimmt trotz einer gewissen Eigenständigkeit (eine statistische Absicherung fehlt) überwiegend mit *G. antigone* und damit mit *G. primigenia* überein.

Unter den genannten Arten passt schon von der generellen Einbindung her am besten eine Deutung von gromphêna als Pleistozän- bzw. Saruskranich.

Deutung durch Analogie (*per analogiam*)

Der Maltakranich ist die große Parallele zu gromphêna: *Grus primigenia* überlebte, vielleicht mit einer eigenen Subspecies *melitensis*, in einer kleinen Reliktpopulation auf einer Insel: hier Malta, dort Sardinien. Er fiel auf dem kleinen Malta früher, vielleicht vor 8.000–10.000 Jahren dem „Pleistocene overkill" zum Opfer (Martin & Klein 1989). Auf dem größeren, dünn besiedelten Sardinien erlosch er erst später (kurz vor dem 1. Jh. n. Chr.) in Folge menschlicher Nachstellung. Wie Malta beherbergte auch Sardinien mehrere erst in historischer Zeit erloschene Relikt-Endemiten unter den Säugetieren. Ein reliktäres Vorkommen auch eines Kranichs aus der Gruppe von *G. primigenia/G. antigone* bis in die Antike wäre keinesfalls überraschend.

Nach Plinius' Gewährsleuten war gromphêna nur noch Erinnerung und in Sardinien wohl nicht mehr bekannt. Die Art erlosch in der Zeit zwischen 238 v. Chr. und dem 1. Jh. v. Chr. Auch der dem Ruprechtskraut verliehene Kranichname gromphaina war nicht allgemein verbreitet. Vermutlich liegt sein Ursprung ebenfalls in Sardinien.

Deutung durch die Stimme (*per vocem*)

Nahe verwandt oder eine Schwesterart zu *G. primigenia* ist der Saruskranich *G. antigone*, heute in Restpopulationen noch in Nordindien. Marco Polo fand ihn neben vier weiteren Kranichen im 13. Jh. noch in Innerasien. Wie ruft diese Art? Nach del Hayo, Elliott & Sargatal (1996) ist der Saruskranich der lauteste aller Kraniche, mit einer durchdringenden, schrillen Stimme. Grund genug, dass sein vermutlich ähnlich rufender, ausgestorbener Verwandter einst nach seiner auffallenden, von *Grus grus* abweichenden Stimme benannt wurde. *q. e. d.*

Weiterführende Forschung

Ein Inventar der sardischen Höhlenfunde und ggf. gezielte Grabungen daselbst in Pleistozän und Holozän wären ein Projekt im Rahmen der Biodiversitätsforschung wert, zumal Plinius aus Sardinien auch vom Vorkommen merkwürdiger, nur teilweise identifizierter größerer Säugetiere berichtet. Weiterhin ist eine vergleichende Osteologie der west-eurasischen Kranich-Arten und ein Abgleich aller Funde dringend notwendig, nicht zuletzt, um auch dem noch ungesicherten *G. canadensis* in Europa weiter auf die Spur zu kommen. Schließlich ergibt sich aus Sichtung der vorlinnéschen Werke der Zoologie der Umriss der ehemaligen Verbreitung von mehr als einem halben Dutzend Kranich-Taxa in Europa, welches übereinstimmend die Ausrottung bzw. den Rückgang einst weit verbreiteter und häufiger Arten und ihre zunehmende Beschränkung auf immer weiter östlich oder auf Inseln gelegene Rückzugsgebiete belegt. Hier könnte durch weitere Erschließung von Quellen aller Art eine bisher vernachlässigte Fallstudie zum Aussterben von Arten erstellt werden.

Dank

Frau Prof. Dr. A. von der Driesch, München, sei für einen Literaturhinweis herzlich gedankt.

Zusammenfassung

Ein ausgestorbener kranichartiger Vogel namens gromphêna von Sardinien (Italien), überliefert von Plinius dem Älteren (23/24 v. Chr. – 79 n. Chr.), wird als eine Art der Gruppe von *Grus primigenia / Grus antigone* identifiziert, unter Zuhilfenahme etymologischer, linguistischer und faunengeschichtlicher Argumente.

Literatur

Aldrovandi, U. (1599, 1600, 1603): Ornithologiae hoc est de avibus historiae Libri XII. Cum indice septendecim linguarum. – Vol. I. 1599, 893 S., Register; vol. II. 1600, 862 S., Register; vol. III. 1603, 560 S., Register, Bononiae (Teobaldini).

Boessneck, J. (1987): Frühgeschichtliche Knochenfunde des Nonnenkranichs (*Grus leucogranus*) aus der Südosttürkei. – Ökologie der Vögel 9: 127–129.

Cetti, F. (1776): Gli uccelli di Sardegna. – p. 262-267, Sassari (G. Piattoli Stampatore).

del Hayo, J., A. Elliott & J. Sargatal (1996): Handbook of the birds of the world. – Vol. 3, 821 p., Barcelona (Lynx Edicions)

Georges, H. (1962): Ausführliches Lateinisch-Deutsches Handwörterbuch. – 2. Band. Sp. 3504. Basel (Benno Schwabe & Co.).

Gessner, C. (1555): Historia animalium liber III, qui est de avium natura. – … S. Zürich (Christoffel Froschower).

Grimm, J. & W. Grimm (Hg.) (1984): Deutsches Wörterbuch. Photomechanischer Nachdruck der Erstausgabe in 33 Bänden, München (Deutscher Taschenbuch Verlag).

Isidori Hispaliensis episcopi etymologiarum sive originum Libri XX. – Ed. W. M. Lindsay (1957), Tomus II, Libros XI–XX continens, xxx pp., Oxford (Clarendon Press).

Keller, O. (1910, 1913, 1920): Die Antike Tierwelt. – Bd. I. 434 S., Taf. I–III, !909; Bd. II. 617 S., Taf. I–II, 1913; Gesamtregister von E. Staiger, 46 S., 1920. Leipzig. (Reprint Hildesheim 1963).

Kinzelbach, R. (1995a): Laufhühnchen *Turnix sylvatica* im antiken Gallien. – Vogelwelt 116: 159–160, Wiesbaden.

Kinzelbach, R. (1995b): Vogelwelt und Klimaveränderung im 16. Jahrhundert. Neue Quellen und Ergebnisse der Historischen Ornithologie. – Die Naturwissenschaften 82: 499–508, Heidelberg.

Kinzelbach, R. & J. Hölzinger (2000): Marcus zum Lamm (1544–1606). Die Vogelbücher aus dem Thesaurus Picturarum. – 404 S., Stuttgart (Verlag Eugen Ulmer).

König, R. (Hg.): C. Plinii Secundi naturalis historiae libri xxxvii. – C. Plinius Secundus d. Ä., Naturkunde, Lateinisch-Deutsch, Buch x, Zoologie: Vögel, Weitere Einzelheiten aus dem Tierreich (1986): 238 S., Darmstadt (Wissenschaftliche Buchgesellschaft).
König, R. (Hg.): C. Plinii Secundi naturalis historiae libri xxxvii. – C. Plinius Secundus d. Ä., Naturkunde, Lateinisch-Deutsch, Bücher xxvi/xxvii, Medizin und Pharmakologie: Heilmittel aus dem Pflanzenreich. (1983): 386 S., München, Zürich (Artemis Verlag).
König, R. (Hg.): C. Plinii Secundi naturalis historiae libri xxxvii. – C. Plinius Secundus d. Ä., Naturkunde, Lateinisch-Deutsch, Bücher xxix/xxx, Medizin und Pharmakologie: Heilmittel aus dem Tierreich (1991): 335 S., Darmstadt (Wissenschaftliche Buchgesellschaft).
Lambrecht, L. (1933): Handbuch der Paläornithologie. – 1024 S., 209 Abb., Berlin.
Leitner, H. (1972): Zoologische Terminologie beim älteren Plinius. – 273 S., Hildesheim (Verlag Dr. H. A. Gerstenberg).
Linnaeus, C. (1758): Systema naturae. – X. Ed., 823 S., Holmiae. – Faksimile-Nachdruck 1956, London (Brit. Mus., Nat. Hist).
Lydekker, R. (1890): On the remains of some large extinct birds from the cavern-deposits of Malta. – Proc. zool. Soc. London 1890: 403–410, London.
Martin, P. S. & R. G. Klein (Eds) (1989): Quaternary Extinctions. A prehistoric revolution. – 2nd printing, 892 pp., Tucson (Univ. Arizona Press).
Northcote, E. M. & C. Mourer-Chauviré (1985): The distinction between the extinct Pleistocene European Crane, *Grus primigenia,* and the extant Asian Sarus Crane (*G. antigone*). – Geobios 18: 877–881, Lyon.
Pape, W. (1954): Griechisch-deutsches Handwörterbuch. Nachdruck der dritten Auflage bearbeitet von M. Sengbusch. Erster Band A-K. – 1548 S., Graz (Akademische Druck- und Verlagsanstalt).
Polo, Marco (1983): Il Milione. Die Wunder der Welt. Übersetzung aus altfranzösischen und lateinischen Quellen und Nachwort von Elise Guignard. – 509 S., (S. 112), Zürich (Manesse Verlag).
Soergel, E. (1955): Über einige Vogelreste (Seeadler, Kraniche) aus dem Neolithikum von Ehrenstein bei Ulm. – Jb. Ver. Naturkde Württemberg 110: 121–124, Stuttgart.
Soergel, E. (1961): III. Die Vogelreste. – S. 64-69. In: Schuldt, E. (Hg.): Hohen Viecheln. Ein mittelsteinzeitlicher Wohnplatz in Mecklenburg. – Dt. Akademie der Wissenschaften, Schriften der Sektion für Vor- und Frühgeschichte 10, Berlin (Akademie Verlag).
Tyrberg, T. (1985): *Grus primigenia* – Europas utdöda jättetrana. – Fauna och flora 80: 169–176.
von den Driesch, A. (1999): The crane, *Grus grus*, in prehistoric Europe and its relation to the Pleistocene crane, *Grus primigenia.* – Archäologie in Eurasien 6: 201–207, Rahden/Westf. (Verlag Marie Leidorf GmbH.).
von den Driesch, A. & J. Boessneck (1969): Die Fauna des „Cabezo Redondo“ bei Villena. – Studien über frühe Tierknochen von der Iberischen Halbinsel 1: 43-89, 101-106.

Prof. Dr. Ragnar Kinzelbach, Allgemeine & Spezielle Zoologie, Institut für Biodiversitätsforschung, Universität Rostock, Universitätsplatz 2, D-18055 Rostock.
E-mail: ragnar.kinzelbach@biologie.uni-rostock.de

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 227–247	Bonn, Dezember 2002

Animal exploitation in medieval Siraf, Iran, based on the faunal remains from the excavations at the Great Mosque (seasons 1966–1973)

Angela von den Driesch & Alexandra Dockner

Abstract. The faunal assemblage originating from excavations at the Great Mosque in the ancient port of Siraf comprises approximately 25,000 bones and bone fragments of at least 159 different animal species of mammals, birds, reptiles, fish and molluscs. The material covers the time span from the 4th to the 16th century AD. The paper describes these species with special emphasis on their economic importance for human diet.

Key words. Archaeozoology, faunal exploitation, Persian Gulf.

Introduction

Archaeological excavations at the ancient port of Siraf, situated at the Iranian coast of the Persian Gulf, were carried out by the British Institute of Persian Studies in collaboration with the Archaeological Service of Iran under the direction of D. Whitehouse. They lasted seven seasons from 1966 until 1973. During this project huge quantities of animal bone finds and of shells were recovered. This faunal assemblage filled 25 large wooden packing cases measuring approximately 2.00 x 1.00 x 1.50 m when it arrived at the Institute of Palaeoanatomy in Munich in spring 1997 for analysis. It is estimated that these boxes contained more than 200,000 bone and shell fragments. Every person who is involved in archaeozoology will understand that the scientific investigation of such a huge quantity of material demands very much time and the complete study will take many years. Due to the fact that the bone material does not consist only of remains of domestic animals and other terrestrial vertebrates, as are usually found in prehistoric and early historic sites, but it also includes a great variety of remains of animals living in the sea such as marine mammals and reptiles, fish and marine molluscs, the study of which will be very laborious, especially with regard to the fish remains.

To begin with, we decided to analyse first a well defined group of material related to one distinctive building structure investigated in the excavations, namely the Great Mosque which was designated by the excavators as Site B (Whitehouse 1968–1974).

History and environment of Siraf

Whitehouse in his interim reports on the excavations (1968–1974) and elsewhere (eg 1975) discussed the historical significance of the ancient port, its history and its environment. The following short paragraphs are based on his investigations.

For more than two centuries after c 800 AD, the ancient port of Siraf played an important role in the maritime trade between the Persian Gulf, the Far East and

Africa. It prospered greatly under the Abbasid caliphate. Goods from Chinese, Indian and African ports arrived by sea via the Persian Gulf, where the entrepôts of al-Basrah and Siraf became notoriously rich. After al-Basrah had been destroyed by various events, Siraf continued to thrive, and the period c. 950-75 was probably the richest in its entire history. In 977 the city suffered an earthquake and began to decline. Some of the merchants had moved to Oman. According to historical records, Siraf fell into complete ruin in the eleventh century. Its fall took place against a background of widespread recession and unrest. The eleventh century was a period of profound political change (for more detail see Whitehouse 1974; 1975, 263 ff.).

Despite the upheavals of the eleventh century, parts of the city survived and were rebuilt. Siraf "was far from being a 'ghost' city; the bazar was open, the Friday Mosque still stood and the masons' workshops continued to satisfy a prosperous, if small, clientele" (Whitehouse 1975, 267).

Several geographers and voyagers have left descriptions of the city, Iştakhrī (writing shortly before 950) provides the fullest surviving account. Despite the position of the city in the hottest part of the coast and the scarcity of drinking water, fruits and vegetables, all of which had to be brought from the plain of Jamm, Siraf was a prosperous city with imposing buildings. According to Iştakhrī, the merchandise which passed through Siraf includes aloes, ambergris, camphor, gemstones, bamboo, ivory, ebony, paper, sandalwood and other perfumes, drugs and spices. The city was an important market for pearls and among its own products were linen napkins and veils (Whitehouse 1968, 3).

Whitehouse (1972, 67) wrote: "At 350 m. beyond the eastern defences stands a group of eroded middens of oyster shells. The middens are at the top of the beach, just above the high water mark. It is tempting to regard the middens as the debris of pearl fishing, for Iştakhrī comments on the pearls marketed at Siraf in the tenth century and Tūsī, writing in the thirteenth century, states that pearls were fished at Shilau (= the post-medieval successor of Siraf). It should be noted, however, that shell middens occurred in fourteenth to sixteenth-century contexts at Sites A and F and that we found oyster middens in the post-medieval levels at Site J. Clearly, therefore, shellfish were consumed at Shilau and it would be premature to regard an oyster midden as positive proof of pearling".

The site of Siraf extends along the edge of a shallow bay, the ends of which are low sandy spits. The bay, which faces south, is 4 km across. Immediately inland is a rugged sandstone ridge. In this part of Fars, the hinterland consists of a series of long mountainous ridges roughly parallel to the coast. The ridges, which are precipitous and reach heights of more than 1500 m within 20 km off the sea, are broken only occasionally by passes, making communication between the coast and the interior extremely difficult. At the ancient port itself the first low ridge begins less than 500 m from the beach, leaving only a narrow habitable strip.

Rugged mountains dominate the interior, on the coast the soil potential is classified as having "severe to extreme limitations" (Dewan & Famouri 1968) and the average rainfall is less than 300 mm a year. Today, arable land in the vicinity of the ancient city is very limited as it was the case in ancient times (see Fig. 1 in Whitehouse 1974). Investigations by members of the excavation team in the surroundings of the city have shown, that erosion has taken place in the last millennium and that the soil cover was considerably more extensive in the period of Siraf's great prosperity. Whitehouse (1974, 5) concluded that some 700 ha of land in the vicinity of Siraf may well have been cultivated in the period of maximum prosperity. At least 72 % of this area (just over 500 ha) may have been irrigated. It is assumed that this potential was still inadequate for the needs of the city and basic foodstuffs had to be imported.

The Great Mosque or Site B

The remains of a large building, consisting of pier bases and tumbled walls, were excavated in Site B. The excavation revealed a mosque, which, in its final form, consisted of a rectangular courtyard flanked by double arcades on three sides, with an arcade five bays deep on the fourth, or qibla, side (Whitehouse 1968, Fig. 5; 1969, 41, Fig. 2). In 1967/68 the footings of small buildings, considered as shops, were found on the north-west, north-east and south-east of the mosque. The structures are flimsily built, with plaster partitions and paved or plaster floors. Few, if any, would have supported an upper storey. The partitions are without openings and each room is entered from the street. All rooms are small, the largest measuring barely 3 x 2 m internally. Several rooms contain ovens and it is clear that the structures are the small lock-up shops and workshops of a bazar (Whitehouse 1970, 8). Later excavations revealed that the bazar extended further to the east, designated by the excavators as Site C.

The Great Mosque consists of several successive buildings. In the season of 1969–70 it was shown that the earliest mosque was built shortly after 803-04. It rested on a platform 2 m high, filled with earth and rubble. During the third and fourth seasons this platform was explored revealing the remains of a Sasanian fort. The function of the Sasanian settlement is clear; for it the port Gur was the most important Sasanian city in the south-western Fars. Siraf, in short, was one of a series of ports in the Persian Gulf, providing the Sasanians with a profitable share of the maritime trade which carried luxury goods from the entrepôts of Ceylon and South India to the markets of Western Asia and the Mediterranean Sea (Whitehouse 1972, 87).

The faunal assemblage was separated into the following chronological units according to an e-mail communication from David Whitehouse to Michael Roaf.

Period 1a began probably in the 4th century AD or the early Sasanian period. It ended in the late Sasanian or early Islamic period resp. at the end of the 6th or in the 7th century AD.

Period 1b began before 725-775 AD and ended at latest in the middle of the 9th century AD.

Period 2 began immediately after the end of Period 1b (perhaps as early as about 825 AD) and ended immediately before Period 3 (perhaps about 1025 AD). Insufficient quantities of faunal remains were recovered from Period 2 layers, since during this phase the floor of the mosque were kept clean and there was no major rebuilding.

Period 3 lasted from c 1050 until 1275/1325 AD.

Period 4 existed between the late 13th or early 14th century and the 16th century AD.

Composition of the faunal assemblage

The faunal assemblage collected during the excavations in the Great Mosque and adjacent areas consists of remains of mammals, birds, reptiles, fish and molluscs (Table 1). 24,646 bones and shells have been examined so far. The majority of the material derives from the slaughter house, the kitchen and/or from fish processing. Therefore, most of the finds are fragmentary and the percentage of unidentifiable bones and shells is high especially regarding the fish bones (Table 1).

The faunal remains are distributed in different percentages in the various periods. Period 1b delivered the most abundant material making up 11,668 bone and shell remains, Period 4 yielded only 778 specimens. As can be seen from Table 1, the majority of the bones derives from domestic animals (app. 60 %), mostly from sheep and goat (Table 2). The next most abundant animal group is represented by fish, followed by the group of molluscs. Hunting of wild mammals and birds was of minor significance during the whole occupation time of the site. In mammals an increasing percentage through the different periods can be observed, while in fish and molluscs the contrary is the case. It seems that the exploitation of the sea became less important in the course of time. Besides the animal groups listed in Table 1 some egg-shells of ostrich, pincers of crustaceans, shells of sea urchins and fragments of corals have been found.

Table 1a: Animal groups identified.

	Period 1a Number	%	Period 1b Number	%	Period 3 Number	%	Period 4 Number	%
Domestic Animals	3075	48.1	6818	64.2	2742	67.4	508	69.7
Wild Mammals	9	0.1	22	0.2	59	1.4	2	0.3
Wild Birds	16	0.2	19	0.2	14	0.3	2	0.3
Reptiles	36	0.6	35	0.3	11	0.3	–	–
Fish	2259	35.3	2805	27.1	1018	25.0	187	25.7
Molluscs	997	15.6	918	8.6	227	5.6	30	4.1
Sum of Identified	6392	100	10617	100	4071	100	729	100

Table 1b: Unidentified animal groups.

	Period 1a Number	%	Period 1b Number	%	Period 3 Number	%	Period 4 Number	%
Unidentified Mammals	525	31.7	18	1.7	14	16.9	4	8.1
Unidentified Fish	1043	62.5	853	81.2	56	67.5	41	83.7
Unidentified Molluscs	95	5.7	180	17.1	13	15.7	4	8.2
Sum of Unidentified	1654	100	1051	100	83	100	49	100
Total	8046	–	11688	–	4154	–	778	–
Unidentified in % of Identified	29.6	–	9.0	–	2.0	–	6.3	–

Animal husbandry and significance of livestock for human diet

Domestic species present include horse, donkey, cattle, sheep, goat, camel, pig, dog, cat, chicken and the hybrid of horse and donkey, the mule (Table 2). As already said, the overwhelming bulk is made up of bones of sheep and goat which show increasing percentages in the course of the time (Period 1a: 87.6 %, Period 1b: 95.0 %, Period 3: 95.7 %, Period 4: 96.5 %). During the whole occupation time of Site B, goats were more frequent than sheep, an observation which is in accord with the overall poor environmental conditions of the region and should be applicable also for the other excavated areas. One can assume that small ruminants were not brought to the city from far away but were raised in the vicinity or in the interior plains. The ratio of sheep to goat is as follows: Period 1a: 1:9, Period 1b: 1:10, Period 3: 1:2, Period 4: 1:5. This numeric comparison demonstrates that sheep-keeping became more important in the later phases, when the number of people living in the city had decreased.

Table 2: Taxonomic quantification of domestic animals.

	Period 1a	Period 1b	Period 3	Period 4
Horse	–	2	5	2
Horse and / or Mule	6	2	4	–
Donkey	7	6	–	–
Cattle	163	130	44	9
Sheep	42	160	230	21
Sheep / Goat	2307	4920	1914	371
Goat	346	1394	479	98
Camel	10	22	5	2
Pig	129	27	2	–
Dog	9	24	27	1
Cat	5	58	11	3
Chicken	51	73	21	1
Sum	3075	6818	2742	508

In the earliest period, cattle and pig make up 5.3 and 4.2 % of the sample of the domestic animals. The importance of both species decreased dramatically over time, and pig disappears completely from the list of domestic species in Period 4. The few pig bones recorded for the two earlier Islamic periods – Period 1b and Period 3 – may be attributed to the fact, that either in these times not all people living in the city complied with the Islamic rule of not eating pig meat or that there lived some non-Islamic merchants for whom some pigs were raised and slaughtered (or that these bones derive from the earlier occupation levels). All in all, the unfavourable environmental conditions with lack of grass and water forced the farmers to minimise the number of cattle and pigs.

Bones of horses, mules and donkeys are scarce, because these animals were seldom slaughtered for their meat. Similarly dog and cat meat did not contribute to the human diet. Both latter domestic species were attracted by the great masses of fish which were processed and sold in the bazar (see below). Concerning the camel, most of the bones are so fragmentary that we feel unable to make a decision about

Table 3: Bone weight quantities of livestock (g).

	Period 1a Absolute	%	Period 1b Weight	%	Period 3 Weight	%	Period 4 Weight	%
Cattle	3,720	17.2	1,905	4.4	673	2.0	139	4.4
Sheep/Goat	16,066	74.3	39,808	92.8	31,697	96,2	2,771	87,9
Camel	383	1.8	650	1.5	211	0.6	55	1.7
Pig	1,175	5.4	150	0.3	20	0.06	–	–
Equids	275	1.2	370	0.9	338	1.0	186	5.9
Sum	21,619	100	42,883	100	32,939	100	3,151	100

the species identification for the majority of them, that is to say whether the bones belong to the one humped and/or two humped camel. Only in 8 better preserved bones we were able to attribute them with certainty to the dromedary (7 from Period 1b, 1 from Period 3). Chicken bones are more abundant than camel bones but due to their overall small size the consumption of chicken meat played a minor role in the diet of the citizens.

Bone weight counts of the domestic stock are given in Table 3. As bone weight correlates directly to body weight, the percentages of the bone weights reflect the value of each animal or animal group in the human diet. More than 74 % in Period 1a, over 90 % in Periods 1b and 3 and almost 88 % in Period 4 of the meat consumed derived from small ruminants. All the other domestic animals played a minor role as meat suppliers, the only exception to this statement is in Period 1a when almost 20 % of the meat still came from cattle.

It can be assumed that the animals whose meat was eaten have been slaughtered in or near the bazar and their carcasses dismembered afterwards for meat consumption. Not all the meat was prepared and eaten by the people living and working around the Great Mosque, but a part of it was certainly sold in the bazar. This was the case especially during Period 1b and can be seen from the fact that the sheep/goat material from this period contains more than the two to three times as many metacarpi and metatarsi than "meat-rich" bones like humeri or femora. The foot bones were dismembered after the slaughter and remained in the site whereas the meat-rich part of the carcass was sold.

While in cattle we have evidence for all age groups (Table 4) sheep and goats with an age of less than one year were seldom slaughtered. The preferred slaughter age

Table 4: Cattle. Age distribution based on maxillary and mandibular teeth.

Age groups	Period 1a	Period 1b	Period 3	Period 4
3 to 6 months	1	1	–	–
6 to 18 months	1	–	2	–
$2^1/_2$ to 3 years	1	2	1	–
3 to 5 years	1	1	–	1
> 5 years	2	–	1	1

was between 1 and 4 years, when the animals were still young and their flesh tasty (Table 5). It seems that slaughter practices have not changed greatly over time.

Cattle bred and exploited in Siraf were small and slenderly built animals. Their milk and meat production was certainly low. Due to lack of measurements for Periods 1b to 4 we could not prove whether the size of the cattle decreased over time. A clearer picture emerges from the bones of sheep and goat. Here several complete metapodials allow the estimation of the height of the withers of the animals.

Goat, Period 1a: female 56.4–66.2 cm. (n=4) mean 60.8 cm.; Period 1b: female 53.8–61.3 cm. (n=6) mean 58.8 cm., male 70.7 cm.; Period 3: female 62.6–64.5 cm. (n=3) mean 63.3 cm., male 69.2 and 73.5 cm.

Sheep, Period 3 60.4–71.0 cm. (n=8), mean 61.5 cm.

The greater mean of the shoulder height of female goats in Period 3 is not significant because of the low number of complete metapodials available. Thus there is no evidence that goats were not of the same size at every period.

Like the cattle also the horses, donkeys, pigs, cats and chicken were of small body size. Dogs were typical of the feral, stray dogs of the Middle and Far East, and were medium-sized animals.

Table 5: Sheep / Goat. Age distribution based on maxillary and mandibular teeth.

Age groups	Period 1a	Period 1b	Period 3	Period 4
≤ 3 months	3	1	1	1
3 to 6 months	6	7	3	1
6 to 12 months	9	12	7	–
1 to 2 years	35	76	38	10
2 to 4 years	36	126	65	18
≥ 4 years	11	17	14	1
Sum	100	239	130	31

Wild mammals

Wild mammals include three species of marine origin which can be caught by accident in fishing nets or are hunted with harpoons. The seacow is the most frequent species amongst them. Seacow or dugong, which is now becoming quite rare in the Persian Gulf, is a large marine mammal occurring all along the coasts of the warm parts of the Indian Ocean from East Africa to Australia and in the adjacent western parts of the Pacific Ocean. It must have been common in the Gulf in prehistoric times, because its bones are found in almost every coastal site (eg Hoch 1979, Uerpmann & Uerpmann 1994, von den Driesch 1998). Their meat is still occasionally found in the fish markets in the southern Gulf area (Uerpmann & Uerpmann 1994, 421). How-ever, the comparatively low number of dugong and dolphin remains at Siraf indicates that hunting of sea-mammals was not a major activity of the ancient inhabitants.

The same statement can be made for the terrestrial wild mammals. The meat of hunted mammals was brought only occasionally into Site B. May perhaps other quarters of the city yield higher percentages of wild terrestrial mammals. *Gazella* is the most frequent wild mammal, apart from the rat, which cannot be considered as a hunted species. We were not able to identify morphologically from which species of gazelle the bones are. Probably they all belong to the Persian gazelle, *Gazella subgutturosa*, the most common gazelle species of Iran. But, as it is possible that gazelles might have been brought from elsewhere by ship, the identification must remains open.

Noteworthy is the presence of three bones of the Striped hyaena (1 in Period 1a, 2 in Period 1b, see Table 6). These are not the remains of animals which perished after the occupation of Site B. The bones in question carry cut-marks and have been butchered. The hyaena is not an animal of prestige, from whom one wants to receive a trophy, like the fur of a leopard. Desse & Desse-Berset (2000, 91) describe a series of hyaena bones found at Julfar (8th to 17th century AD) in Ras al-Kaimah/U.A.E. They suggest that the presence of such an animal may be explained by pharmocological and magical practices. The authors cite medieval Arabic medical texts, saying that the flesh of a hyaena helps against gout and joint-pains. It is possible that the presence of the hyaena bones in Site B have the same background. We cannot prove this.

Table 6: Wild mammals. Taxonomic quantification.

	Period 1a	Period 1b	Period 3	Period 4
Sea cow, *Dugong dugong*	1	6	4	1
Common dolphin, *Delphinus delphis*	–	5	1	–
Bottle-nosed dolphin, *Tursiops truncatus*	–	1	–	–
Wild goat, *Capra aegagrus*	2	–	–	–
Mesopotamian fallow deer, *Dama mesopotamica*	1	–	–	1
Gazelle, *Gazella* sp.	3	1	3	–
Striped hyaena, *Hyaena hyaena*	–	1	2	–
Leopard, *Panthera pardus*	–	1	–	–
Wild cat, *Felis silvestris*	–	1	1	–
Rat, *Rattus* sp.	2	6	48	–
Sum	9	22	59	2

Wild birds and reptiles

The avifauna represented in Site B (Table 7) is not very numerous, but more diverse than in most other prehistoric faunal assemblages from the Gulf region. In many sites in the Gulf, eg in Qala'at al-Bahrain (Uerpmann & Uerpmann 1994, 1997) or in Shimal, Ras al-Khaimah (von den Driesch 1998), the most numerous groups of bird bones are those of cormorants. Diving cormorants were often caught by chance during fishing with nets. But in those cases when cormorants formed the majority of the bird remains, a possible explanation for the significant numbers of cormorants could be the exploitation of a breeding colony. In Siraf only a single bone from a

Table 7: Birds. Taxonomic quantification.

	Period 1a	Period 1b	Period 3	Period 4
?Cormorant, *Phalacocorax carbo*	1	1	–	–
Mallard, *Anas platyrhynchos*	–	1	–	–
Rock partridge, *Alectoris chukar*	5	4	13	1
Whimbrel, *Numenius phaeopus*	1	–	–	–
Herring gull, *Larus argentatus*	1	10	1	1
Black-headed gull, *Larus ridibundus*	–	1	–	–
Hemprich's gull, *Larus hemprichii*	3	–	–	–
Gull-billed tern, *Gelochelidon niloticus*	–	1	–	–
Arctic tern, *Sterna paradisea*	1	–	–	–
White-cheeked tern, *Sterna repressa*	–	1	–	–
Rock pigeon, *Columba livia*	4	–	–	–
Sum	16	19	14	2

cormorant was found which gives no further indication for such a practice. But there is a series of bones of sea birds which fly along the coastal waters and search frequently for fish. Sea gulls, for example, follow fishing boats looking for fish offal thrown overboard. They could have been caught occasionally. All in all, it is more likely that seabirds were brought to Site B to use their feathers rather than to eat their meat. This is not applicable to the rock partridge, whose flesh is very tasty and which was hunted near the city and could have been eaten by the merchants living in the bazar.

Remains of reptiles contain at least two species of marine turtle and one species of tortoise (Table 8). Specific identification of the turtle bones was difficult, because our comparative material does not comprise all the species which occur in the waters of the Gulf. Not withstanding this fact we are convinced that the identification of the majority of the bones as belonging to the green turtle, *Chelonia mydas*, is correct. It is possible that a third species, listed as unidentified turtle, namely the hawksbill turtle, *Eretmochelys imbricata*, may be present. There is no doubt that turtles, like sea birds, were caught together with the fish.

Table 8: Reptiles. Taxonomic quantification.

	Period 1a	Period 1b	Period 3	Period 4
Tortoise, *Testudo* sp.	3	3	1	–
Green turtle, *Chelonia mydas*	28	31	10	–
Loggerhead turtle, *Caretta caretta*	–	1	–	–
Unidentified sea turtle	5	–	–	–
Sum	36	35	11	–

Fishes

The fish bone material from the Great Mosque in Siraf has produced the largest number of fish species ever identified in a prehistoric or early historic site situated around the Gulf (Table 9). At least 53 different fish species have been identified so far. Due to the high degree of fragmentation, many of the remains could only be

Table 9: Fish. Taxonomic quantification.

	Period 1a	Period 1b	Period 3	Period 4
Family Sphymidae, Hammer-head Sharks				
Sphyrna zygaena	2	–	–	–
Family Carcharhinidae, Requiem Sharks				
Carcharhinus sp.	5	6	7	–
Unidentified Shark	3	1	2	–
Family Pristidae, Sawfishes				
Pristis sp.	–	1	2	–
Family Myliobatidae, Eagle Rays				
Aetobatus narinari	–	2	–	–
Family Ariidae, Sea Catfishes				
Arius thalassinus	73	109	2	6
Family Chirocentridae, Wolf Herrings				
Chirocentrus dorab	–	1	–	–
Family Belonidae, Gar-Fishes				
Ablennis hians	2	–	–	–
Family Mugilidae, Gray Mullets				
Mugil sp.	4	3	–	–
Family Sphyraenidae, Barracudas				
Sphyraena sp.	30	24	7	–
Sphyraena jello	1	–	1	–
Family Scombridae, Mackerels				
Unident. Scombridae	130	108	177	12
Auxis thazard	–	1	6	–
Euthynnus sp.	76	34	177	5
Euthynnus affinis	–	5	147	–
Katsuwonus pelamis	15	25	23	1
Sarda sp.	2	–	–	–
Scomeromorus commerson	43	60	40	1
Thunnus sp.	191	288	235	17
Thunnus albarcares	20	18	14	–
Family Carangidae, Jacks				
Unident. Carangidae	318	237	22	11
Alectis indicus	1	10	–	–
Carangoides fulvoguttatus	1	4	–	–
Carangoides chrysophrys	25	40	1	–
Decapterurus sp.	3	14	1	–
Decapterurus russelli	2	–	–	–
Megalaspis cordyla	5	4	–	1
Scomberoides comersonnianus	26	44	–	3
Trachinotus blochii	*1*	*4*	–	–
Trachurus sp.	*1*	–	–	–
Serioloa dumerili	5	5	4	–
Family Rachycentridae, Kingfish				
Rachycentron canadum	3	6	–	–
Family Serranidae, Groupers				
Unident. Serranidae	5	10	–	–
Cephalopholis sp.	2	1	1	–
Epinehpelus sp.	120	99	32	8
Family Lutjanidae, Snappers				
Lutjanus sp.	48	44	3	2
Lutjanus coccineus	–	1	–	–
Pinjalo pinjalo	1	–	–	
Family Nemipteridae, Pseudo-Snappers				
Nemipterus tolu	1	–	–	–
Family Haemulidae, Sweetlips				
Pomadaysy sp.	–	–	–	1
Pomadasys argyreus	276	571	39	54
Plectorhynchus sp.	–	1	–	–
Family Lethrinidae, Emperors				
Lethrinus sp.	100	85	7	4
Lethrinus nebulosus	–	3	–	3
Family Sparidae, Seabreams				
Unident. Sparidae	38	41	8	–
Acanthopagrus sp.	42	13	12	3
Acanthopagrus berda	16	37	–	–
Acanthopagrus bifasciatus	1	–	2	–
Argyrops spinifer	481	755	28	56
Diplodus sp.	1	–	–	–
Diplodus noct	–	1	4	–
Rhabdosargus sarba	8	17	1	–
Family Sciaenidae, Croakers				
Unident. Sciaenidae		–	–	–
Argyrosomus sp.	4	3	1	–
Otolithes sp.	–	1	–	–
Family Mullidae, Goatfishes				
Pseudupeneus sp.	-	–	2	–
Family Platacidae, Batfishes				
Platax teira	14	22	1	1
Family Drepanidae, Sicklefishes				
Drepane sp.	–	1	–	-
Drepane longimana	8	1	–	–
Drepane punctata	3	3	1	–
Family Labridae, Wrasses				
Cheimerius nufar	2	–	–	–
Family Scaridae, Parrotfishes				
Scarus sp.	2	2	1	–
Scarus gibbus	1	–	–	–
Scarus harid	–	2	–	–
Scarus ghobban	–	–	1	–
Family Echeneidae, Suckerfishes				
Echeneis naucrates	–	–	1	–
Family Balistidae, Triggerfishes				
Abalistes stellaris	–	1	1	–
Family Cyprinidae, Carps				
Rutilus frisii	1	–	–	–
Sum	2259	2805	1018	187

identified to genus or to family level. Better preserved vertebrae and other skeletal elements having distinctive features, which can be used to distinguish different species of fish, made determination to species level possible. The latter are chiefly the bones of the viscerocranium – premaxillaries, maxillaries, dentals, etc. –, but include some characteristic parts of the neurocranium, such as otoliths, basioccipitals, vomers, etc.

A big help in the identification of the fish bones was the fact that the ichthyomaterial from Site B contains a large quantity of so-called swollen bones or hyperostoses. Excess ossification of bone is not uncommon in fishes and many earlier workers have drawn attention to this phenomenon in the different groups (see von den Driesch 1994). A first description of a fish with swollen bones was given by Bell in 1793 in a specimen belonging to the species *Platax teira* (Fig. 1). The form of the hyperostoses and their location in the skeleton varies from one species of fish to another, but all develop idiosyncratically in the different species. Bone proliferations occur in distinct parts of the neurocranium, mostly in the frontal and occipital bones, but also in parts of the pectoral girdle and the neural and haemal processes of the vertebrae. Although, despite all explanations, the true and essential causes of hyperostosis remain unknown, it seems that they are relatively harmless neoplasms which, even though they can develop greatly in size and weight, apparently do not influence the vitality of the individual (Weiler 1973, 475). Only the swimming speed of the specimen can be affected.

The variety of fish where these bone tumors have been observed is enormous. In some species they appear regularly as is the case with *Pomadasys argyreus* (Figs 4,5), *Argyrops spinifer* (Fig. 2) and with the two species of *Drepane* (Fig. 3), to speak of the material discussed here. As these bones have a good recovery rate, the minimum number calculated for the different species affected is high (Table 10), because almost every typically swollen frontal or occipital bone stands for one individual.

Other fish species do not develop hyperostoses, but are quite frequently recorded. This is the case with the tunas and other fish species belonging to the family

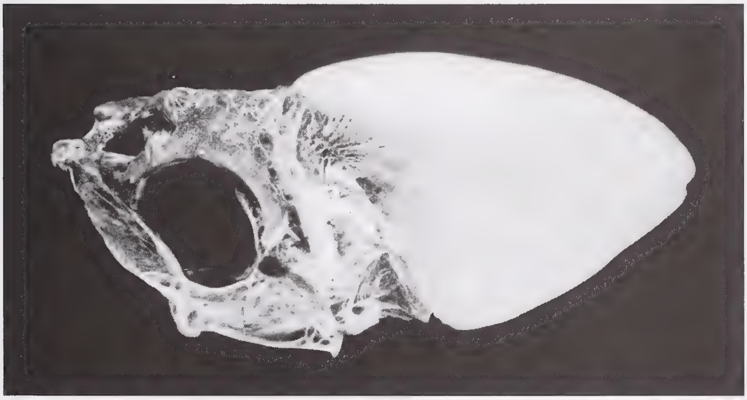


Fig. 1. Hyperostotic Supraoccipitale of *Platax teira*. Length of the fish 42 cm. Specimen Pt3 from the comparative collection of the Institute of Palaeoanatomy.

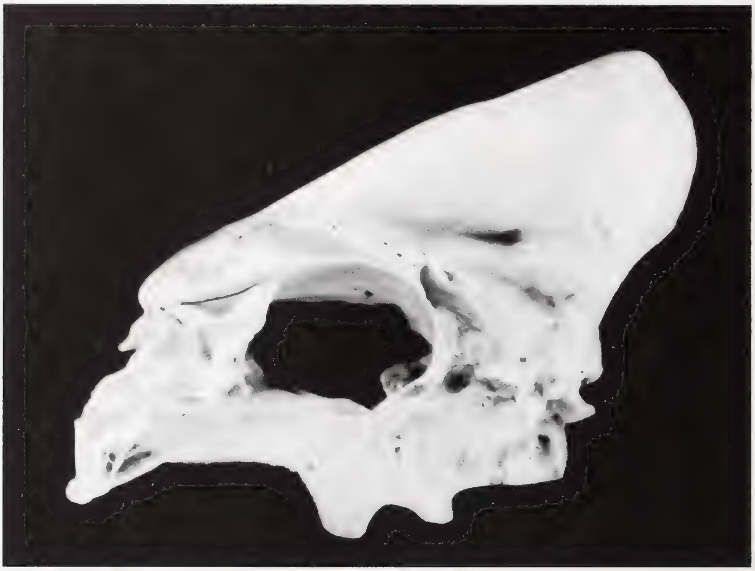


Fig. 2. Hyperostotic Supraoccipitale and Frontale of *Argyrops spinifer*. Length of the fish 60 cm. Specimen As5 from the comparative collection of the Institute of Palaeoanatomy.

Scombridae (Table 9). Besides vertebrae these fishes are often represented by entire skulls. Another frequent fish group present in the material are members of the family Carangidae. In these fishes as well hyperostoses have also been observed, but in the bone material from Site B they are rare.

Many fish families or species listed in Table 9 are attested by only a few and quite a lot by a single bone. Although the type of skeleton in a fish, whether its bones are thin and fragile (as for instance in the family Belonidae) or well ossified and robust (as for instance in the family Sparidae), influences the preservation status, one can assume that fish species or fish groups represented by only few bones were caught less regularly than fish groups from which a richer material is present.

None of the standard archaeozoological methods used to quantify bones is perfect. They all have certain problems and biases when it comes to an interpretation of their results. Besides the NISP (number of indivual bone specimens, see Table 9), another useful approach to investigate the significance of fish in the economy of ancient Siraf may be to utilize the MNI (minimum number of individuals). The MNI obtained from the different fish families for the different periods are listed in Table 10 in numerical order beginning with the highest number. Using this method the relative importance of four families of fish in all periods is confirmed: Sparidae, Haemulidae (=*Pomadasys*), Carangidae and Scombridae. In general these are followed by Serranidae, Lethrinidae, Ariidae and Sphyraenidae or Lutjanidae.

Despite a certain variation in the number of the fish families recorded, it is most likely that during all periods the importance of the different fish groups for human diet was approximately the same. That means that during the whole time span

Table 10: Significance of fish families according to MNI.

Period 1a		Period 1b		Period 3		Period 4	
Sparidae	261	Sparidae	385	Scombridae	101	Haemulidae	42
Haemulidae	156	Haemulidae	349	Haemulidae	34	Sparidae	20
Carangidae	143	Scombridae	204	Sparidae	25	Scombridae	13
Scombridae	120	Carangidae	196	Carangidae	24	Carangidae	8
Serranidae	45	Ariidae	71	Serranidae	13	Serranidae	6
Lethrinidae	41	Serranidae	70	Carcharhinidae	8	Ariidae	4
Ariidae	37	Lethrinidae	41	Sphyraenidae	5	Lethrinidae	3
Sphyraenidae	.20	Lutjanidae	23	Lethrinidae	5	Lutjanidae	1
Lutjanidae	17	Platacidae	18	Lutjanidae	3	Platacidae	1
Platacidae	8	Sphyrraenidae	16	Pristidae	2		
Carcharhinidae	6	Carcharhinidae	8	Ariidae	2		
Drepanidae	6	Rachycentridae	5	Scaridae	2		
Sciaenidae	4	Sciaenidae	4	Sciaenidae	1		
Scaridae	3	Drepanidae	4	Mullidae	1		
Sphyrnidae	2	Scaridae	3	Platacidae	1		
Belonidae	2	Myliobatidae	2	Drepanidae	1		
Mugilidae	2	Mugilidae	2	Echencidae	1		
Rachycentridae	2	Pristidae	1	Balistidae	1		
Labridae	2	Chirocentridae	1				
Nemipteridae	1	Balistidae	1				
Cyprinidae	1						

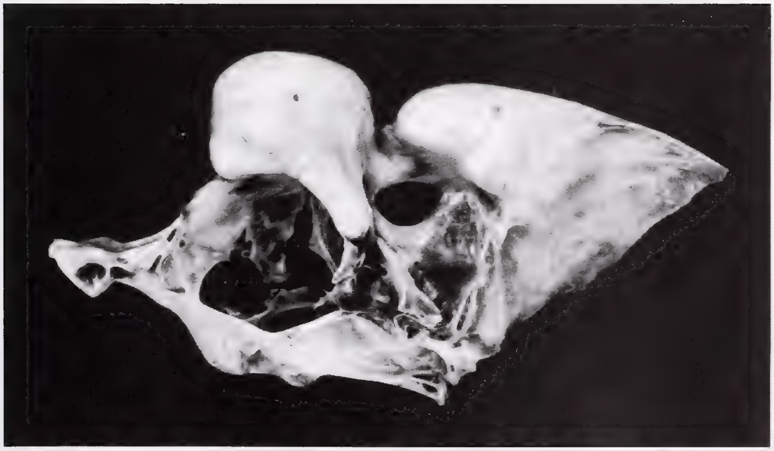


Fig. 3. Hyperostotic Supraoccipitale and Frontale of *Drepane punctata*. Length of the fish 42 cm. Specimen Dp1 from the comparative collection of the Institute of Palaeoanatomy.

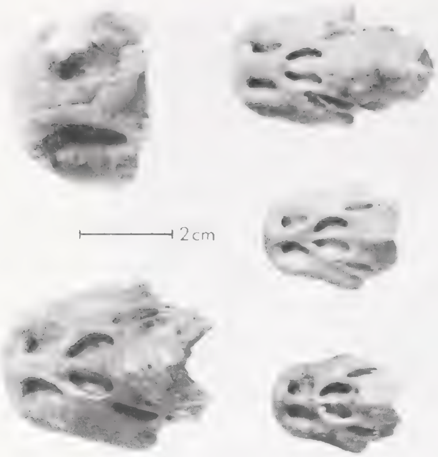


Fig. 4. Size groups of hyperostoic Fronatalia *of Pomadasys argyreus* from site B in Siraf. Above left with cut mark.

investigated the same fishing grounds were exploited. Noteworthy is the fact that fish species living in coral reefs, such as parrotfishes, are scarce (Table 9). The majority of the fishes found at the site are either pelagic forms (eg Scombridae, Carangidae) or live in coastal and shallow waters (eg Haemulidae, Sparidae).

We also measured the weight of the fish bones, in order to estimate approximately the amount of fish meat consumed. The absolute and relative catching weights (corresponding to the living weights) of the 8 major fish groups are given in Table 11. The catching weights of the fish were calculated by multiplying the bone weight counts by a factor derived from comparing the live weights and the weights of the skeletons of fish specimens of the osteological reference collection. The following conclusions can be drawn from Table 11: the four major fish groups evidenced by the MNI show more or less the same sequence when compared with the catching weights. While in Periods 1a and 1b the percentages of the different families does not vary significantly, in Period 3 most of the catching weight comes from tunas and mackerels (75 %), whereas in Period 4 the most significant fish group is made up of *Pomadasys* (63.0 %). The next four most important groups yielded more or less similar sequences to those derived from the MNI.

The significance of a fish group in the economy depends on the size of the fishes. A method which was used to reconstruct the typical size of fish at the site was to

Table 11: Absolute and relative "calculated catching weights" (g) of the eight major fish groups.

	Period 1a		Period 1b		Pereiod 3		Period 4	
Fish group	weight	%	weight	%	weight	%	weight	%
Sparidae	21776.6	21.9	36669.0	25.7	2398.3	5.7	2029.6	17.9
Pomadasys	27825:6	28.0	50178.3	35.2	5651.2	13.5	7161.5	63.0
Scombridae	21763.6	21.8	28684.8	20.1	31412.1	75.0	1157.6	10.2
Carangidae	19550,0	19.7	18823.1	13.2	1603.8	3.8	705.8	6.2
Serranidae	4809.1	4.8	3400.0	2.4	615.2	1.5	184.8	1.6
Lethrinidae	1980.4	2.0	3008.9	2.1	32.1	0.1	94.6	0.8
Sphyraenidae	614.3	0.6	896.9	0.6	141.3	0.3	–	–
Lutjanidae	1150.0	1.2	1070.3	0.7	43.8	0.1	25.0	0.2
Sum	99469.6	100	142731.3	100	41897.8	100	11358.9	100

measure the maximum width of the corpus of all vertebrae. This method has the advantage of including taxa for which diagnostic cranial elements were not preserved. For those fish groups which are essentially represented by skull elements, eg *Argyrops* and *Pomadasys*, size reconstruction was carried out by comparing these skull bones with those of fish in the osteological collection whose size is known. Table 12 documents the reconstructed sizes of the most numerous fish species caught. Although there is evidence for smaller specimens, the majority of the distinct fish species represent large individuals, which demonstrates that the fishermen frequented those fishing grounds where they could obtain adult and big fish (see below).

As already stated, in all important fish groups the number of skull elements greatly surpasses the number of vertebrae, even when one regards all the unidentified vertebrae. This leads to the conclusion that a part of the catch brought into Site B was butchered, the heads were taken off and the bodies sold in the bazar. Many of the neurocrania of *Pomadasys* show cut-marks (Fig. 5). Thus it is most likely that the bazar housed a fish market.

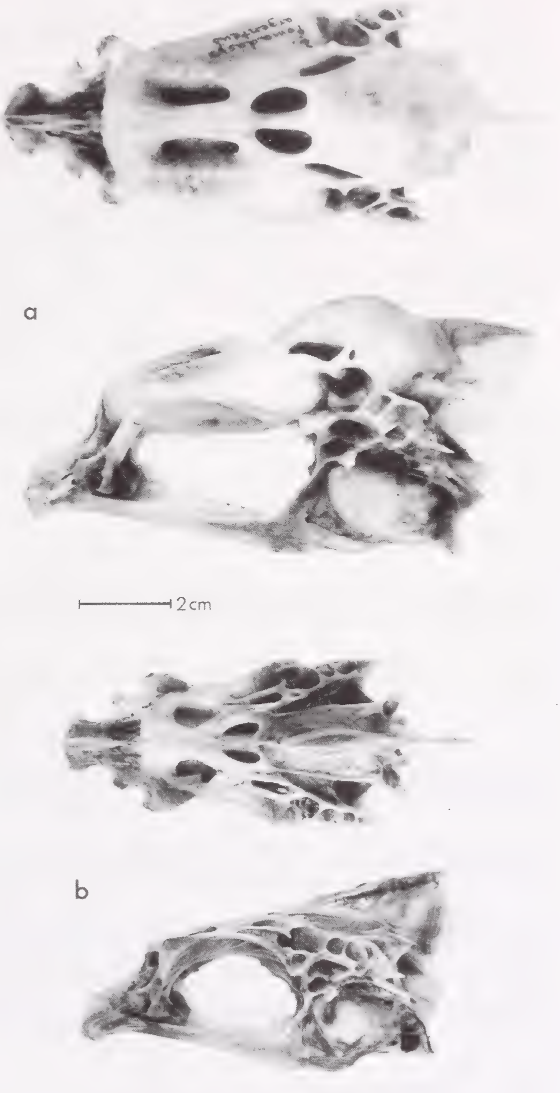


Fig. 5. Two skulls of *Pomădasys argyreus*, a with, b without hyperostosis. a Pa2 (52 cm), b Da3 (40 cm) from the comparative collection of the Institute of Palaeoanatomy.

Molluscs

Another impressive group of marine animals from Site B is made up of shells of gastropods, bivalves and cephalopods. The variety is enormous. Besides large species in which each individual contains a significant amount of meat and which therefore were probably collected for their food value, a series of smaller shells have been found. These were probably used as "beads" for jewellery or as gaming counters than as food. Consequently most of the olive shells in the material, *Oliva bulbosa*, a cylindrical, short-spired glossy shell with a wide variety of patterns,

Table 12: Variation of the size (cm) of the fishes most frequently caught.

	Period 1a	Period 1b	Period 3	Period 4
Argyrops spinifer	15–60 mean: 40 MNI: 189	15–80 mean: 45 MNI: 340	30–60 mean: 42 MNI: 14	30–50 mean: 35 MNI: 6
Acanthopagrus	15–60 mean: 40 MNI: 30	20–50 mean: 35 MNI: 20	15–45 mean: 30 MNI: 6	25–35 mean: 30 MNI: 3
Pomadasys argyreus	15–70 mean: 45 MNI: 144	20–85 mean: 50 MNI: 325	25–70 mean: 45 MNI: 19	20–80 mean: 45 MNI: 37
Tunas & mackerels	20–100 mean: 70 MNI: 89	20–130 mean: 80 MNI: 153	35–120 mean: 80 MNI: 75	30–90 mean: 65 MNI: 8
Caranx & *Carangoides*	40–80 mean: 60 MNI: 39	35–80 mean: 65 MNI: 51	40–70 mean: 50 MNI: 5	60 MNI: 1
Epinephelus	20–150 mean: 70 MNI: 41	20–160 mean: 75 MNI: 64	30–80 (150) mean: 65 MNI: 12	35–75 (150) mean: 50 MNI: 6
Lethrinus	20–60 mean: 43 MNI: 41	20–60 mean: 40 MNI: 41	20–25 mean: 22 MNI: 5	45–50 MNI: 2
Arius	20–100 mean: 45 MNI: 37	20–100 mean: 45 MNI: 71	40–65 MNI: 2	40–80 mean: 55 MNI: 4
Sphyraena	20–150 mean: 80 MNI: 20	25–150 mean: 100 MNI: 16	30–130 mean: 70 MNI: 5	

are perforated to serve as pendants. The same is true of many other small species. Small members of the genus *Cypraea* were used in ancient times as gaming pieces. We are not able to determine precisely which were used for which purpose, but the working and utilisation of the empty shell does not exclude the previous use of its meat.

Fishing and collecting of molluscs was certainly not done in the framework of sea-fishing activities. Other persons were occupied with this job. Many species live in shallow waters and were collected there, others in deeper waters, from where the animals were obtained by diving or with nets. The latter is applicable to the real pearl producing mollusc: *Pinctada margaritifera*, which was the most frequent shell species identified in the sample (Table 13). Considering the historical records mentioned by Whitehouse (1972, 67) describing Siraf as a place of pearling and pearl trade, one might suggest, that the *Pinctada*-shells are the remains of pearl fishing. Normally the shells were opened at sea and thrown away. But *Pinctada margaritifera* was used for mother of pearl also. This may be possible. But as these shells were found together with a great variety of other molluscs, it is more reasonable to assume that they are food remains.

Table 13: Molluscs, taxonomic quantification.

	Period 1a	Period 1b	Period 3	Period 4
GASTROPODA				
Family Trochidae, top shells				
Trochus sp.	27	133	–	–
Trochus erythreus	2	–	–	–
Euchelus atratus	1	–	–	–
Monodonta nebulosa	2	–	–	–
Family Turbinidae, turban shells				
Turbo sp.	1	–	–	–
Family Neritidae, nerites				
Nerita sp.	1	1	–	–
Nerita albicilla	7	3	–	–
Family Turritellidae, turret shells				
Turritella terebra	7	2	–	–
Family Architectonicidae, sundial shells				
Architectonia sp.	2	–	–	–
Architectonica perspectiva	1	2	1	–
Family Planaxiidae, cluster winkles				
Planaxis sulcatus	–	5	–	–
Family Modulidae, modulus shells				
Modulus tectum	51	43	3	–
Family Cerithiidae, ceriths				
Cerithium sp.	–	21	–	–
Cerithium caerulium	3	3	–	–
Family Strombidae, conch shells				
Strombus decorus persicus	89	30	5	2
Lambis truncata sebae	–	1	–	–
Tibia insulaechorab	64	59	21	5
Family Cypraeidae, cowries				
Cypraea sp.	63	54	20	–
Cypraea caurica	3	2	1	–
Cypraea turdus	13	8	3	1
Cypraea caputserpentis	–	*1*	–	–
Cypraea grayana	2	84	–	–
Cypraea arabica	3	4	–	–
Cypraea moneta	–	*2*	–	–
Cypraea annularis	41	2	–	–
Cypraea chinensis	–	1	–	–
Family Naticidae, moon shells				
Natica sp.	1	–	–	–
Neverita didyma	*2*	*2*	–	–
Polinices tumidus	–	1	1	1
Family Bursidae, frog shells				
Bursa spinosa	6	4	2	–
Family Ficidae, fig shells				
Ficus subintermedius	1	1	–	–
Family Muricidae, murexes				
Hexaplex kuesterianus	60	40	11	–
Truncalariopsis sp.	–	3	–	–
Family Thaididae, rock shells				
Purpurea rudolphi	–	1	–	–
Family Buccinidae, whelks				
Babylonia sp.	–	–	1	–
Family Fasciolariidae, tulip shells				
Fusinus sp.	–	*2*	–	–
Fusinus leptorhynchus	–	–	3	–
Family Olividae, olives				
Oliva bulbosa	27	14	12	1
Family Conidae, cones				
Conus sp.	3	2	1	–
Conus textile	–	2	–	–
Conus biliosus	–	1	–	–
BIVALVIA				
Family Arcidae, ark shells				
Anadara sp.	8	2	–	–
Anadara ehrenbergi	6	2	2	–
Anadara uropigimelana	1	–	–	–
Barbatia helbingii	3	2	–	–
Family Mytilidae, mussels				
Mytilus sp.	2	–	–	–
Family Pteriidae, pearl oysters				
Pinctada margaritifera	225	213	82	14
Pteria sp.	–	1	–	–
Family Pectinidae, scallops				
Chlamys sp.	3	3	3	–
Chlamys squamosa	–	4	–	–
Chlamys lemniscata	–	1	–	–
Family Spondylidae, thorny oysters				
Spondylus sp.	22	16	2	1
Spondylus marisrubri	3	5	1	–
Family Tridacnidae, giant clams				
Tridacna sp.	–	1	–	–
Family Carditidae				
Cardita bicolor	–	1	–	–
Family Cardiidae, cockles				
Trachycardium sp.	28	14	9	1
Trachycardium lacunosum	2	–	2	–
Laevicardium sp.	6	5	–	–
Laevicardium papyraceum	1	–	–	–
Fragum sp.	–	1	–	–
Family Psammobiidae, gari clams				
Asaphis deflorata	10	3	1	–
Family Glycymerididae, bittersweet clams				
Glycymeris sp.	–	1	–	1
Glycymeris livida	–	*1*	–	–
Glycymeris violacescens	–	1	–	–
Family Veneridae, venus shells				
Circe callipyga	186	97	28	!
Amiantis umbonella	–	3	2	–
CEPHALOPODA				
Family Sepiidae, cuttlefish				
Sepia pharaonis	1	3	9	1
Sum	997	918	218	30

Concluding remarks

Regarding the history of Siraf and its importance as an entrepôt during the Sasanian period (Period 1a) and during early Islamic times (Period 1b), one would have expected that the wide trade relations of this city might also have been reflected in the faunal assemblage. Besides some fragments of ostrich egg shells, which could have been brought from Arabia or Africa, and besides the single shell of *Tridacna*, which does not occur in the Persian Gulf, there is no clear evidence amongst the faunal remains for the introduction of "exotic" animals. Although the animal remains from Site B have provided a wealth of information about herding, hunting and fishing and yielded a great variety of species exploited, all the many species identified could have been bred, hunted and caught close to the site.

The inhabitants of Siraf subsisted both on terrestrial and on marine resources. Their economy was based on domestic animals, primarily on the herding of sheep and goats. Besides stock breeding, fishing of marine mammals, turtles, fish and shellfish were necessary activities in the ancient port in order to satisfy the demands of the human population for food. Due to the climatic conditions which limited stock breeding to a certain extent, the exploitation of the sea developed as a significant branch of the economy.

In our analysis we have found changes of the composition of the faunal assemblage. The material dated to Period 1a (Sasanian period) and into Period 1b (the period reflecting the highest prosperity of the port) delivered the greatest variety of animal species with at least 133 different species present. In Period 3, when Siraf had lost much of its importance, the species diversity is much smaller, and we have only identified 72 different species. In Period 4 there are only 39 species left. We are aware of the problem that these differences in species variety are also influenced by the unequal numbers of bones in the different complexes, but the impoverishment of the animal economy can also be seen by a dramatic change in the composition of the mammal bones. As pointed out, the importance of cattle and pig keeping decreased rapidly after Period 1a. Besides Islamic rules responsible for the taboo against the eating of pig meat, the poor environmental conditions with lack of grass and water forced the animal breeders to minimise the numbers of cattle and pigs. Only sheep and goats were adapted to this particular environment. They were kept in great numbers and their percentages increased over time. Because goats are browsers and can survive with food of lower quality, the fact that during the whole occupation time of Site B goat bones outnumber sheep bones fits well with the overall environmental conditions.

With reference to the fish, all species identified still occur today in the waters of the Gulf. At least 465 fish species originating from 101 different fish families are known. The bulk of them, namely 45 %, are made up by 211 species from 13 different families. 9 of these 13 families are also present in the assemblage collected in and around the Great Mosque. Today the following frequencies of the 9 most important fish families are recorded:

1. Carangidae
2. Lutjanidae
3. Haemulidae
4. Clupeidae
5. Serranidae
6. Sparidae
7. Carcharhinidae
8. Sciaenidae
9. Scombridae

Members of the family Clupeidae have not been identified in Siraf. This might be due to taphonomic problems. Herrings are all small fishes with paper-thin bones and are often eaten whole by humans or by scavengers like dogs and cats.

Compared with the recent frequencies of the different fish families (listed above), the fish material from Site B shows a different numerical sequence in which the Haemulidae and Sparidae were the most frequently recorded fish families. This demonstrates that the fishermen obviously exploited the same fishing grounds in order to obtain these tasty fishes. With regard to the scombrids, the presence of three species – *Euthynnus affinis, Katsuwonus pelamis* and *Scomeromorus commerson* – which are known today to undertake seasonal migrations and do not spawn in the Gulf (Nellen 1973; FAO 1974; Wheeler & Jones 1989, 328 f.), suggests that either these fishes were not caught during the whole year or that the Siraf fishermen also exploited the waters outside the Gulf.

There are two fish species which support the latter suggestion: *Platax teira* and *Pomadasys argyreus*. The former species, recorded in Site B in fairly great numbers (Table 9), is not mentioned by FAO (1974) and Kuronuma & Abe (1986) as occurring in the Persian Gulf today. The latter species, one of the most abundant in Site B, is also not mentioned by FAO (1974), but according to Kuronuma & Abe (1986) it is in the Gulf. When one compares the fish lists published from other prehistoric and early historic settlements situated around the Gulf, it becomes clear, that *Pomadasys argyreus* is either absent or very unfrequently represented (eg von den Driesch 1998, table 3; von den Driesch & Manhart 2000, table 2). In contrast *Pomadasys argyreus* (syn. *Pomadasys hasta*) has been found in masses in Balakot (3rd millennium BC), situated in Pakistan at the northern coast of the Gulf of Oman (Meadow 1979), from which many of the specimens had developed hyperostoses (Meunier & Desse 1994) like the specimens from Siraf. When one presumes that this situation was similar in ancient times it is perfectly possible that fishing for the port of Siraf was carried out as well outside the Persian Gulf.

Acknowledgements

The authors thank Dr. Whitehouse for providing them with the necessary archaeological data including the dating of the osteological material. They are also thankful to Prof. M. Roaf who helped them to a better understanding of the archaeology of the ancient site and who revised the English.

Zusammenfassung

Das vorgestellte Tierknochenmaterial entstammt archäologischen Ausgrabungen in der Großen Moschee in der alten Hafenstadt Siraf, an der Iranischen Küste des Persischen Golfs gelegen. Siraf war seit der Sassanidenzeit (ab dem 4. Jh. n. Chr.), besonders aber während des 9. und 10. Jahrhunderts, ein Umschlaghafen für Waren aus China, Indien und Afrika. Zeitgenössische Reisende beschreiben Siraf als reiche, blühende Stadt, bis sie Ende des 10. Jahrhunderts von einem Erdbeben zerstört wurde und dann allmählich zerfiel. Danach (12. bis 16. Jh. n. Chr.) lebten nur noch wenige Menschen dort. Die Tierknochen, mehrheitlich Speiseabfälle, kommen aus einem Bazar, der die Moschee an drei Seiten umgab.

Entsprechend der Lage der Stadt am Meer ist die nachgewiesene Fauna reichhaltig. Sie umfaßt Wild- und Haussäugetiere, Vögel, Reptilien, Fische und Mollusken. Haussäugetiere sind am häufigsten vertreten, gefolgt von Fischen und Mollusken, während Wild (Land- und Meeressäugetiere sowie Vögel und Land- und Meeresschildkröten) nur einen unbedeutenden Teil des Fundguts ausmachen. In dem schmalen Landstreifen, der der Stadt für Feldanbau und

Haustierhaltung zur Verfügung stand, denn es erheben sich nur 500 m von der Küste entfernt schroffe Gebirge, konnten am besten kleine Wiederkäuer gedeihen. Sie stellen den weitaus größten Anteil. Rinder waren in der ältesten Phase noch relativ häufig, nehmen dann aber im Laufe der Benutzung des Platzes an Zahl drastisch ab. Schweine verschwinden im Laufe der Zeit völlig von der Liste der Haustiere, was sicherlich nicht nur ökologische, sondern auch religiöse Gründe hat.

Ein großer Teil des Nahrungsbedarfs für die Bevölkerung wurde durch Fisch gedeckt. Obwohl eine artenreiche Fischfauna nachgewiesen werden konnte (insgesamt mind. 53 Arten), stehen zwei Spezies mit Abstand im Vordergrund: eine Süßlippenart, *Pomadasys argyreus*, und eine Meerbrassenart, *Argyrops spinifer*. Beide gehören zu den begehrten Speisefischen und beide zeichnen sich im Fundgut durch hyperostotisch veränderte Schädelknochen aus. Häufig wurden im Bazar verschiedene Arten von Thunfischen angelandet. Auch die Gehäuse- und Schalenreste größerer Molluskenarten sind als Essensreste zu deuten. Es gibt jedoch eine ganze Reihe kleiner Arten, deren Gehäuse als Schmuck Verwendung fanden.

Insgesamt ist im Laufe der Benutzung des Fundplatzes eine Verarmung der Fauna festzustellen, was auch mit den historischen und archäologischen Erkenntnissen übereinstimmt. Es gibt wenig Hinweise auf die Einfuhr von „Exoten". Immerhin bedeutet z. B. die Anwesenheit von *Pomadasys argyreus*, der heute im Golf kaum noch vorkommt, dass die Fischer von Siraf auch außerhalb des Persischen Golfes Fischzüge unternahmen.

Bibliography

Bell, W. (1793): Description of a species of *Chaetodon*. – Philosophical Transactions of the Royal Society 1793: 7–9.

Desse, J. & N. Desse-Berset (2000): Julfar (Ras al-Kaihmah Arabes Unis), ville portuaire du golfe arabo-persique (VIIIe-XVIIe siècle): exploitation des mammifères et des poissons. - Archaeozoology of the Near East IVB. Proceedings of the 4th international symposium on the archaeozoology of southwestern Asia and adjacent areas. ARC – Publicatie 32, 79–93, Groningen.

Dewan, M. L. & J. Famouri (1968): Soils. – In: W. B. Fisher (ed.), The Cambridge History of Iran. I. The Land of Iran: 260–261, Cambridge.

Driesch, A. von den (1994): Hyperostosis in fish. – In: W. Van Neer (ed.), Fish Exploitation in the Past. Proceedings of the 7th meeting of the ICAZ fish Remains Working Group. Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques no 274: 37–45, Tervuren.

Driesch, A. von den (1998): Viehhaltung, Jagd und Fischfang in der bronzezeitlichen Siedlung von Shimal bei Ras al-Khaimah/U.A.E. – In: P. Anreiter, L. Bartosiewicz, E. Jerem & W. Meid (eds.), Man and the Animal World. Studies in Archaeozoology, Archaeology, Anthropology and Palaeolinguistics in memoriam Sándor Bökönyi. Archaeolingua: 191–206, Budapest.

Driesch, A. von den & H. Manhart (2000): Fish bones from Al Markh, Bahrain. Archaeozoology of the Near East IVB. – Proceedings of the 4th international symposium on the archaeozoology of southwestern Asia and adjacent areas. ARC – Publicatie 32: 50–67, Groningen.

FAO (1974): Species Identification Sheets for Fishery Purposes, Western Indian Ocean, Fishing Area 51, Vol. I–V (Fischer, W. & G. Bianchi, eds.). – Food and Agriculture Organisation, Rome.

Hoch, E. (1995): Animal bones from the Umm an-Nar Settlement. – In: K. Frifelt (ed.), The Island of Umm an-Nar. The 3rd Millennium Settlement. Jutland Archaeological Society Publications 26/2: 249–256, Aarhus.

Kuronuma, K. & Y. Abe (1986): Fishes of the Arabian Gulf. – Kuwait Institute for Scientific Research, State of Kuwait.

Meadow, R. H. (1979): Prehistoric Subsistence at Balakot. – In: M. Taddei (ed.), South Asian Archaeology. Seminario di Studi Asiatici: 275–315, Naples.

Meunier, F. & J. Desse (1994): Histological Structure of Hyperostotic Cranial Remains of *Pomadasys hasta* (Osteichthyes, Perciformes, Haemulidae) from Archaeological Sites of the Arabian Gulf and the Indian Ocean. – In W. Van Neer (ed.), Fish Exploitation in the Past. Proceedings of the 7th meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group. Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques no 274: 47–52, Tervuren.

Nellen, W. (1973): Kinds and Abundance of Fish Larvae in the Arabian Sea and the Persian Gulf. – The Biology of the Indian Ocean: 415–430, Springer-Verlag, Berlin.

Uerpmann, M. & H.-P. Uerpmann (1994): Animal bone finds from Excavation 520 at Qala'at al Bahrain. – In: F. Højlund & H. H. Andersen (eds.), Qala'at al-Bahrain. The Northern City Wall and the Islamic Fortress. Jutland Archaeological Society Publications 30/1: 445–454, Aarhus.

Uerpmann, M. & H.-P. Uerpmann (1997): Animal bones from Excavation 519 at Qala'at al-Bahrain. – In: F. Højlund & H. H. Andersen (eds.), Qala'at al-Bahrain. The Central Monumental Buildings. Jutland Archaeological Society Publications 30/2: 235–264, Aarhus.

Weiler, W. (1973): Durch Hyperostose verdickte Fischknochen aus dem oberen Sarmat von Nord-Carolina, USA. – Senckenbergiana lethaea 53: 469–477.

Wheeler, A. & A. K. G. Jones (1989): Fishes. – Cambridge University Press, Cambridge.

Whitehouse, D. (1968): Excavations at Sīrāf. First Interim Report. – Iran 6: 1–22.

Whitehouse, D. (1969): Excavations at Sīrāf. Second Interim Report. – Iran 7: 39–62.

Whitehouse, D. (1970): Excavations at Sīrāf. Third Interim Report. – Iran 8: 1–18.

Whitehouse, D. (1971): Excavations at Sīrāf. Fourth Interim Reports. – Iran 9: 1–17.

Whitehouse, D. (1972): Excavations at Sīrāf. Fifth Interim Report. – Iran 10: 63–87.

Whitehouse, D. (1974): Excavations at Sīrāf. Sixth Interim Report. – Iran 12: 1–30.

Whitehouse, D. (1975): The Decline of Sīrāf. – In: Bogherzadeh, F. (ed.), Proceedings of the IIIrd Annual Symposium on Archaeological Research in Iran, 2nd – 7th November 1974, 263–270, Teheran.

Prof. Dr. Angela von den Driesch, Dr. Alexandra Dockner, Institut für Palaeoanatomie und Geschichte der Tiermedizin der Ludwig-Maximilians-Universität München, Kaulbachstrasse 37, D-80539 München.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 249–258	Bonn, Dezember 2002

Recent and ancient records of shrews from Syria, with notes on *Crocidura katinka* Bate, 1937 (Mammalia: Soricidae)[1]

Rainer Hutterer & Dieter Kock

Abstract. The distribution and taxonomy of shrews of the genera *Suncus* and *Crocidura* found in Syria is reviewed. *Crocidura katinka* Bate, 1937, so far known only from fossil remains from the Pleistocene of the Tabun Cave (Israel), was identified in fresh owl pellets from Syria.

Key words. Pleistocene, Holocene, shrews, Syria, Israel, taxonomy, distribution.

Introduction

The study of the vertebrate fauna of Syria as briefly outlined by Kock (1998) is continued here with a review of the Soricidae presently known from this country within the pre-war borders of 1966, i.e. including the Golan Heights. The family is currently represented in Syria by only two species: *Suncus etruscus* (Savi, 1822) and *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811), to which a new discovery is added by this study. The range of *Suncus murinus* (Linnaeus, 1766) was mapped by Misonne (1959) reaching westwards to the coast of Syria. This is erroneous, however.

The low species diversity in Syria is probably due to the biogeographic location of the country and the consequent lack of habitat suitable for shrews. However, the discovery of an unknown species in the Near East, *Crocidura ramona* Ivanitskaya, Shenbrot & Nevo, 1996, and of a species of *Crocidura* previously known from Pleistocene fossils only (this paper) indicates that intensive search will add to the knowledge of Soricidae in apparently marginal arid habitats.

Material and methods

We studied new material from Syria obtained during biological and archaeological surveys in the context of previous studies and the literature. Sources are given in the species accounts and in the acknowledgements.

The original references to the taxa mentioned below are fully quoted by Harrison & Bates (1991) and Hutterer (1993). Ancient records which may refer to Syrian territory or which are just extralimital are given in square brackets.

Measurements were taken with a digital caliper to the nearest of 0.01 mm. The set of linear distances taken from skulls and presented in table 1 is shown in fig. 1.

Abbreviations: alc = alcohol preserved; crn = skull; skl = skeleton; BM = British Museum of Natural History (now The Natural History Museum), London; LM = Liverpool Museum, Liverpool; NHMC = Natural History Museum of Crete, Irakleio; SMF = Senckenberg Museum, Frankfurt a. M.; ZFMK = Zoologisches Forschungsinstitut A. Koenig, Bonn.

---

[1] Zentrale Bibliographie der Ergebnisse des interdisziplinären Forschungsprojekt-Schwerpunktes Tell Sheikh Hamad der Freien Universität Berlin, Nr. 148.

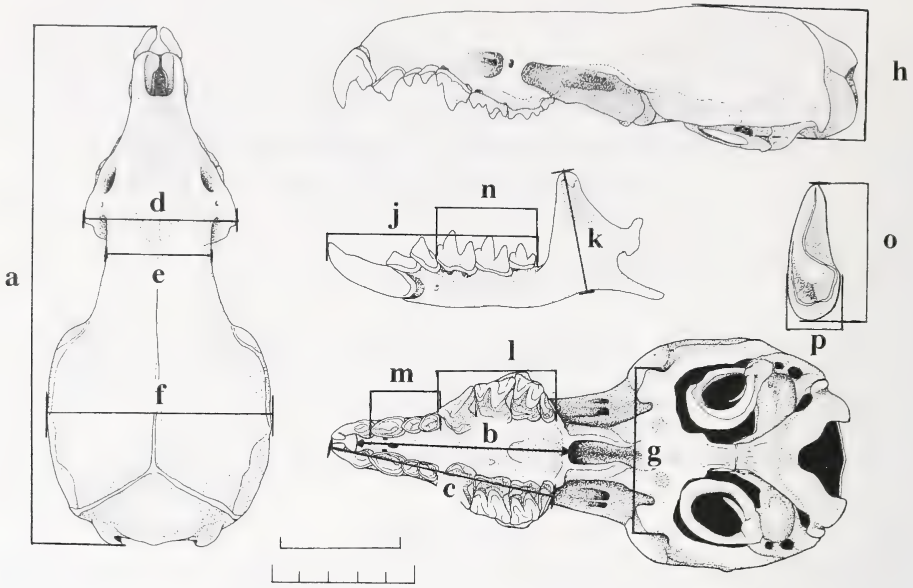


Fig. 1. A cranium and mandible of *Crocidura arabica* (holotype, modified from Hutterer & Harrison 1988), with the 15 measurements taken for this study indicated. a, Condylo-incisive length; b, Palatal length; c, Upper toothrow length; d, Maxillary breadth; e, Interorbital width; f, Greatest width; g, Postglenoid width; h, Braincase height; j, Lower toothrow; k, Coronoid height; l, Distance P4/-M3/; m, Distance U1/-3/; n, Distance m/1-/3; o, Width of M3/; p, Length of M3/. Scales represent 5 mm (skull and mandible) or 1 mm (enlarged M3/), respectively.

Species accounts

Soricidae Fischer, 1817

Suncus etruscus (Savi, 1822)

Material: 2 km SW Qal'at Sukkara, 36°24'N – 40°23'E, Jebel Abd al-Aziz, 2.X.1988; n1 (right mandible ex *Athene noctua* pellets) SMF 80662, D. Kock. – Tell Bdeiri [Budeiri], 36°24'N – 40°46'E, E-bank Khabur River, 23.V.1989; n2 (2 partial crn ex *Tyto alba* pellets) SMF 80560-1, D. Kock. – As-Salahiya (Duro Europus), 34°44'30.N – 40°44'E, S-bank Euphrates, 17.V.1989; n6 (6 rostra ex *Tyto alba* pellets) SMF 80625-31, D. Kock.

Distribution: As elsewhere in the Mediterranean, *S. etruscus* in Syria has been recorded mainly from owl pellets collected at Qal'at al-Hosn (Crac des Chevaliers) (Rzebik-Kowalska & Nadachowski 1978; Nadachowski et al. 1990), between Shaizar and Maharda, 25 km NW Hammah (Kock & Nader 1983), from Qater Maghara, Hussein al-Achmad village, 35°53'N – 39°01'E, ca. 2.5 km W of Ratla, S-bank Euphrates Valley, 7 km S Raqqa, and "Pigeon Shaft Cave", Raqqa (Ebenau 1966) [SMF 84472-3]. Apart from these records, *S. etruscus* has been trapped at Tell Sheikh Hamad, E-bank Khabur River (Krupp & Schneider 1991, Kock et al. 1994).

The present material extends the Syrian range along the Nahar al-Khabur northwards towards S-Anatolia and eastwards along the Euphrates valley to connect with known Iraqi occurrences (see Kock & Nader 1983, Hutterer & Harrison 1988). In Jordan this species seems to range further east into arid regions, i.e. Azraq (Atallah 1966). The Syrian occurrences are within the Mediterranean area and on the banks of permanent rivers, except in the Jebel Abd al-Aziz, where *S. etruscus* was found in a nearly arid habitat with growth of herbs, grasses, and sparse pistacia trees.

Crocidura suaveolens (Pallas, 1811)

Material: Maquam Assayedh, 35°40'35"N – 35°51'22"E, 20 km N Lattakia, 12.IV.1999; 4 ? sex (alc) NHMC 80.5.20.34–37, P. Lymberakis. – Furunlok Forest nr Kastel Maaf, ca 570 m, 40 km NE Lattakia, 12.–24.VIII.1964; 4 males, 4 females (crn, skin, skl) ZFMK 64.1437–44, E. v. Lehmann. -- Frouluk, 35°50'N – 36°01'E, near Rabiaa, NE Lattakia, 4.VI.1989; male (crn, skin, skl) SMF 74081, D. Kock. -- Qal'at al-Hosn (Crac des Chevaliers), 34°47'N – 36°18'E, btw. Homs and Hamidiye, 8.III.1979; ? sex (crn, alc) SMF 60372, R. Kinzelbach. – Halab, 25 km NW Aleppo, 36°14'N – 37°10'E, 1997; 1 ? (crn), ZFMK 99.062, B. v. Bülow. -- Djerablous, 3.VI.1964; female (crn, skin) ZFMK 64.698, H. Kumerloeve. -- Ar-Raqqa, 8/9th century Islamic settlement, excavations 1982–1993; n5 (4 rostra fragments, 1 left mandible), SMF 90374, 90494–97, C. Becker. -- Qanawat, 32°44'30 N – 36°37'E, Jebel Hauran, 12.V.1989; female (crn, skin, skl) SMF 74080, D. Kock. – Tell Bdeiri [Budeiri], 36°24'N – 40°46'E, E-bank Khabur River, 23.V.1989; 2 ? sex (2 crn ex *Tyto alba* pellets) SMF 80558–9, D. Kock.

Taxonomy: Correcting the identifications of this taxon, Hutterer & Harrison (1988) consider all previous Syrian records of *C. russula* (Hermann, 1780), *gueldenstaedtii* Pallas, 1811, *monacha* Thomas, 1906, *portali* Thomas, 1920, *Suncus tristrami* Bodenheimer, 1935, etc. to actually represent *C. suaveolens*. However, the re-establishment of *Crocidura gmelini* (Pallas, 1811) by Hoffmann (1996a) and of *C. gueldenstaedtii* by Biltueva et al. (1999) complicates matters and calls for a thorough analysis of this group in the Near East.

Distribution: Allen 1915, sub *russula* [repeated by Bodenheimer 1935, sub *russula*; Harrison 1964, sub *russula monacha*]: Baniyas, S Mt Hermon. – Lehmann 1965, sub *gueldenstaedti* [repeated by Kumerloeve 1975, sub *C. russula monacha*; Harrison & Bates 1991, sub *C. suaveolens*, erroneously quoted as from two separate localities]: Furunlok Forest nr Kastel Maaf, ca 570 m, 40 km NE Lattakia. – Hellwing 1973, sub *C. russula monacha*: two unspecified localities on Golan. – Lulav 1978, *C. suaveolens portali*: Lake Kinneret area [the NE-part comprising Syrian territory]. – Anonymous 1986, *Crocidura* sp.: Mt Hermon, 2000 m. – Nadachowski et al. 1990: *Crocidura* sp. (here considered as identical with *suaveolens*, of which a complete specimen has been collected at the same locality as listed above): Crac des Chevaliers [Qal'at al-Hosn]. – Mendelssohn & Yom-Tov 1999, *C. suaveolens* and *C. leucodon*: range includes Golan.

The new material extends the range of this shrew eastwards into the Khabur region and the hill ranges of N-Syria to connect with known occurrences of *C. suaveolens* in S-Turkey (Lehmann 1966, sub *gueldenstaedti*: Diyarbakir; Morlok 1978, sub *C. gueldenstaedti*: Ceylanpinar, Vil. Urfa, SMF 53693-4). In Jordan this shrew extends further east into arid regions (Clarke 1977, sub *russula*: Azraq), while the southeasternmost record in Syria (Jebel Hauran) was obtained in oak scrub (*Quercus* sp.) of Mediterranean type.

Note: Numerous unidentified *Crocidura* were reported recently from Palestine, Israel, and Syria: Mt. Hermon at 2000 m; tracks (sic!) in Arava Valley nr Yotvata, Enot

Tzukim in Judean Desert, and En Gedi (Anonymous 1986); from owl pellets at Ma'aleh Ephraim, 32°04'N – 35°23'E (Ilani 1987); *Crocidura ? russula* from En Gedi being studied to determine their precise taxonomic status (Ilani & Shalmon 1985). Shehab et al. (1999) collected *Crocidura* sp. at Ain Arab (Agricultural Res. Station), 20 km E of As'Sweida, 1500 m, which probably is identical with *C. suaveolens*, occurring in Jebel Hauran (see material listed above).

Crocidura katinka Bate, 1937

Material: Halabiya, 35°41'N – 39°49'E, S-bank Euphrates, 31.V.1989, ?sex (rostrum, pair of mandibles, ex fresh *Tyto alba* pellet) SMF 80622, D. Kock. -- 2 km SW Qal'at Sukkara, 36°24'N – 40°23'E, Jebel Abd al-Aziz, 2.X.1988, ?sex (right mandible fragment ex *Athene noctua* pellets), SMF 80663, D. Kock, F. Krupp & G. Eppler.

Measurements: Table 1.

Diagnosis: "A small and primitive *Crocidura*, about the size of *C. portali* [= *suaveolens*?], but snout comparatively shorter; upper cheek-teeth simple and massive in outline. The maximum height and width of the mandibular condyle are almost equal" (Bate 1937a).

Description: In a monograph published in the same year, Bate (1937b) added a full description and comparison to her first brief diagnosis (Bate 1937a). She also supplied good illustrations of the holotype skull which are reproduced here (Figs 2–4). The holotype (BM M 16147) consists of the anterior portion of a skull of an old adult animal with most teeth except the right M2/ and M3/. The new fragment from Syria, which we assign to *C. katinka*, is more complete; it shows all characters of the holotype and in addition shows a broad interorbital region and the anterior portion of a broad and rounded braincase (Figs 5–8).

The skull is small with a short rostrum, a broad interorbital region, and a rounded braincase. Superior articluar facets are well developed. The dorsal roof of the skull is flattened, but probably slightly inflated along the braincase. The infraorbital bridge is of normal size. The first upper incisor is short, the three upper unicuspids are small, the tip of the third one subequal to the tip of the parastyle of the fourth upper premolar. PM4/ with lingual protocone; upper molars massive, posterior border not markedly excavated; M3/ relatively large. In lingual view the two anterior foramina incisiva are in one line with the tips of the first upper unicuspids. Mandibular ramus short and stout, coronoid process comparatively low and wide. The two rami of the condyle subequal in length. Lower incisor short with a simple blade. M/3 with an entoconid crest.

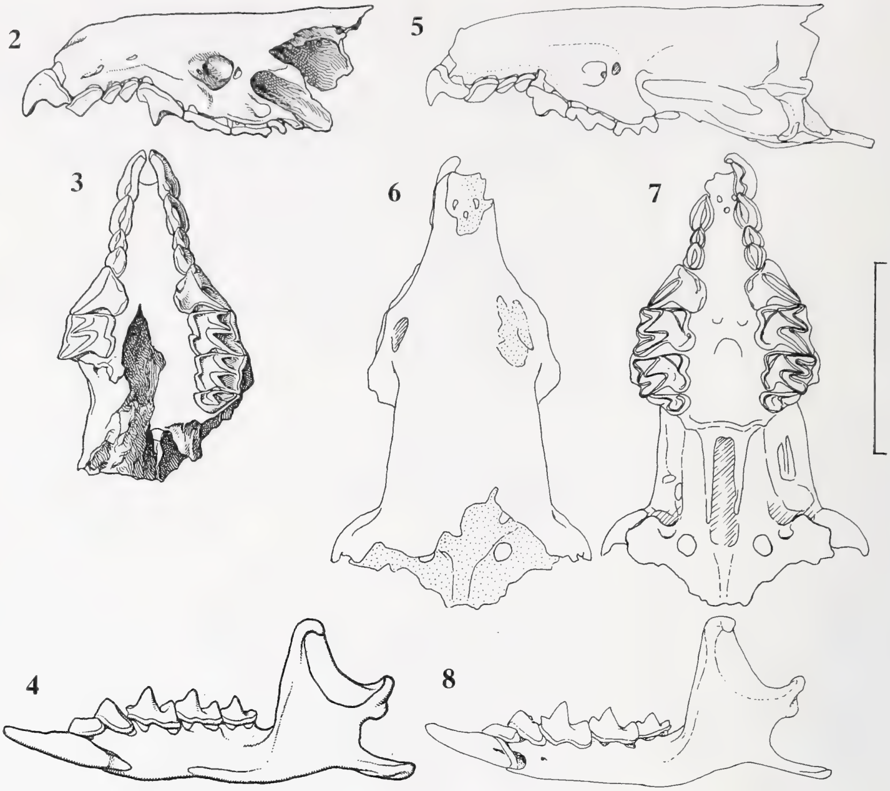
A mandibular fragment (more robust than *S. etruscus*) from a different Syrian locality (Jebel Abd al-Aziz) is also assigned to *C. katinka*. In this specimen the distance M/1-/3 measures 3.05 mm, which is even shorter than in the specimen from Halabiya (3.43 mm), and far out of the range of Syrian *C. suaveolens*.

Comparisons: *Crocidura katinka* is smaller than any other species of *Crocidura* known from Europe, the Middle East, or Arabia (Hutterer & Harrison 1988; Hoffmann 1996), although the taxon is currently treated as a synomym of *C. suaveolens* in the palaeontological literature (e.g. Heller 1970; Rabinovich & Tchernov 1996; Tchernov 1998). *C. leucodon* (Hermann, 1780) (currently including as synonyms *samaritana* Bate, 1937a, from Tabun Cave, transit of Upper Acheulean to Lower

Table 1: Selected cranial and dental measurements. Measurements taken by RH if not otherwise stated.

Taxon, Specimen(s)	*katinka* Israel holotype M15274	*katinka* Syria SMF 80.622	*bottegi* Ethiopia BM (n=3)	*bottegoides* Ethiopia LM (n=3)	*religiosa* Egypt neotype	*obscurior* Guinea holotype	*arabica* Oman holotype	*gmelini* Iran neotype	*ramona* Israel paratype	*portali* Israel holotype	*suaveolens* Syria ZFMK ($\bar{x}$, n=9)
Source*	1	2	3	3	2	4	5	6	2	7	2
Measurement											
Condylo-incisive length	–	–	15.05	14.73	15.9	17.0	17.7	17.6	18.3	–	19.20
Palatal length	6.58	6.88	5.90	5.67	–	–	7.3	–	7.7	–	7.85
Upper toothrow length	7.27	6.99	6.17	5.97	6.5	7.5	7.6	7.8	7.6	6.9	8.41
Maxillary breadth	–	4.92	4.23	3.47	4.5	5.3	5.4	5.4	5.5	–	5.80
Interorbital width	3.74	3.61	3.33	3.30	3.6	4.0	3.6	3.9	4.0	4.0	4.11
Greatest width	–	–	6.85	7.10	6.9	8.0	7.7	7.9	8.4	–	8.80
Postglenoid width	–	5.24	4.57	4.73	4.8	–	–	–	–	–	6.12
Braincase height	–	–	3.85	4.07	3.5	–	3.9	–	4.2	–	–
Lower toothrow	–	6.67	5.70	5.47	6.0	7.0	7.1	–	7.1	–	7.70
Coronoid height	–	4.07	3.27	3.20	3.4	–	4.2	–	4.6	4.7	4.57
Distance P4/-M3/	4.12	4.12	–	–	–	–	–	–	–	–	4.77
Distance U1/-3/	1.98	2.00	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Distance m/1-/3	–	3.43	–	–	–	–	–	–	3.8	–	3.89
Width of M3/	–	1.16	–	–	–	–	1.05	–	1.20	–	–
Length of M3/	–	0.54	–	–	–	–	0.42	–	0.42	–	–

* 1 measured by P. D. Jenkins (in litt.); 2 this study; 3 Hutterer & Yalden 1990; 4 Heim de Balsac 1958; 5 Hutterer & Harrison 1988; 6 Hoffmann 1996; 7 measured by B. Kryštufek (in litt.).



Figs 2–8. *Crocidura katinka* Bate, 1937. – 2–4, holotype BM M15274 from the Pleistocene of Tabun Cave, Israel, cranium in lateral and ventral view and left mandible in labial view (reproduced from Bate 1937b, p. 161); 5–8, SMF 80622, fragment from owl pellets from Syria, cranium in lateral, dorsal and ventral view, and left mandible in labial view. Both figures reduced approximately to the same scale. Scale bar = 5 mm.

Levalloiso-Mousterian, fide Heller 1970: 15, 46; *judaica* Thomas 1919; and *lasia* Thomas, 1906), *suaveolens*, *susiana* Redding & Lay, 1978, *arabica* Hutterer & Harrison, 1988, *ramona*, and *gmelini* (Pallas, 1811) are considerably larger in skull dimensions. Table 1 provides some cranial measurements of the latter three species.

If we extend the comparison to the African continent, then *C. floweri* Dollman, 1915, *C. whitakeri* de Winton, 1898, *C. alexandrisi* Vesmanis, 1977, and *C. religiosa* (I. Geoffroy, 1827) should be considered, all of which occur in Egypt or Libya (*alexandrisi*). The first three species have larger skulls with different proportions (see measurements in Vesmanis 1977; Osborn & Helmy 1980; Hutterer 1987). Some agreement in overall size, position of protocone on PM4/ and shape of M1-2/ (with a cusplet between protocone and hypocone), is found with *religiosa*, but this species has a much flatter rostrum and an extremely narrow infraorbital bridge.

C. katinka also shares some cranial characters with species of the *C. bottegi* Thomas, 1898 group, such as a large third upper molar, short and stout rostrum, or inflated braincase. However, *C. katinka* is larger in all cranial dimensions than *C. bottegi* (type locality: NE Lake Turkana, Ethiopia), *C. bottegoides* Hutterer & Yalden, 1990 (type locality: Bale Mts, Ethiopia), and *C. obscurior* Heim de Balsac, 1958 (type locality: Mt. Nimba, Guinea).

Discussion

We conclude that *Crocidura katinka* represents a valid species which still exists in Syria. We are aware, however, that the evidence presented here is not overwhelming. A fragmentary skull and a piece of a mandible extracted from fresh owl pellets is all we have at hand. However, the conformity of these pieces in size and shape with the holotype of *C. katinka* from the Pleistocene of Israel is so striking, and the size difference between *C. katinka* and Syrian *C. suaveolens* so enormous, that we think this to be sufficient evidence for the hypothesis that *C. katinka* is still alive. If this assumption holds true, then Syria houses a precious natural heritage within its boundaries. Our interpretation is also supported by the almost sympatric occurrence of *C. suaveolens* and *C. katinka.* The new specimens of *C. katinka* were taken on the south bank of the Euphrates, while a sample of *C. suaveolens* from Ar-Raqqa, an Islamic settlement dating from the 8./9.th century (Becker, in litt.), was taken on the north bank of the river at a distance of a few tens of kilometres. We suggest that faunal surveys on both sides of the Euphrates valley should be conducted in order to map the ranges of both species in detail, and to collect a complete specimen of *C. katinka* which would allow to test our hypothesis against results obtained by the study of external characters and genetic distances.

It is also possible that *C. katinka* has a much wider distribution in the Levant and the Arabian Peninsula. Harrison & Bates (1991) noted that specimens of *C. suaveolens* from Arabia were considerably variable in pelage colour. The range of skull measurements presented by these authors approaches the size of *C. katinka* in some of the minimum values given. They conclude: "Possibly a second subspecies should be recognised within the region since specimens from southern Israel, Sinai and Saudi Arabia appear to be relatively small, as compared to those from northern Israel and Lebanon. If this proves to be the case the name *portali* is available." Since this was written, Ivanitskaya et al. (1996) described *Crocidura ramona* as a new species from southern Israel, a species with a purely white belly like in the holotype of *C. portali.* In skull size, *C. ramona*, *C. portali* and *C. gmelini* (in the sense of Hoffmann 1996a, b) are rather close (Table 1), but all three taxa are larger than *C. katinka.* Future studies should therefore also focus on the relationship of the three taxa and on a better definition of *C. gmelini* in general. Hoffmann (1996a) did not discuss the name *portali,* although Thomas (1920) stated that its nearest allies were *C. ilensis* Miller, 1901 from Central Asia and "*Sorex gmelini* Pallas", which Thomas considered undeterminable. In a subsequent paper, Hoffmann (1996b) included specimens from Israel, Jordan, Syria, Egypt (Sinai), and Yemen in *C. gmelini* and discussed Thomas's (1920) reflections on *C. portali*. However, in a more recent distribution map (Jiang & Hoffmann 2001) the records from the Near East and Yemen have been ommitted. *C. ilensis* was included in *C. gmelini* by Hoffmann (1996a). It is therefore possible that *C. gmelini* extends into Syria and Israel. A possible relationship of *C.gmelini* with *C. katinka* still has to be examined.

Alternatively the Syrian *C. katinka* may be related to some African shrews. Enzyme electrophoretic studies (Maddalena 1990), RNA sequences (Quérouil et al. 2001) as well as chromosome counts (Lavrenchenko et al. 1997; Schlitter et al. 1999) indicate that *C. bottegi*, *C. obscurior*, *C. bottegoides* and a number of other Ethiopian highland shrews may have Palaearctic rather than African affinities. The cranial similarity of *C. katinka* with species of the *C. bottegi* group may therefore reflect an interesting phylogenetic relationship.

Acknowledgements

The support of Prof. Dr. H. Kühne, Director of the Research Project "Archäologische Ausgrabung in Tell Schech Hamad/Dur Katlimmu in Nordost-Syrien" of the Freie Universität Berlin, and his interest in environmental history of Syria enabled the fieldwork in several parts of the country. The friends and collegues Dr. F. Krupp (SMF), and Dipl.-Biol. H. Martens (Bundesamt für Naturschutz, Bonn) were of great help during our common excursions. Dr. C. Becker (Institut für Prähistorische Archäologie, Freie Universität Berlin), Prof. Dr. R. Kinzelbach (Zoologisches Inst., Universität Rostock), C. Ebenau (Essen) and Dr. B. von Bülow (Haltern) kindly deposited specimens from Syria collected during their own Near East investigations in the Senckenberg-Museum or in the Museum Koenig. P. Lymberakis (Natural History Museum of Crete, Irakleio) kindly allowed us to include information on his collection from Syria. Dr. P. D. Jenkins (The Natural History Museum, London) and Dr. B. Kryštufek (Slovenian Museum of Natural History, Ljubljana) provided critical information on a holotype specimen, and Prof. Y. Yom-Tov (Tel-Aviv University) kindly borrowed a paratype of *C. ramona.*

Zusammenfassung

Es wird eine Übersicht rezenter und historischer Funde von Spitzmäusen der Gattungen *Suncus* und *Crocidura* in Syrien gegeben. Das Taxon *Crocidura katinka* Bate, 1937, welches bisher nur aus pleistozänen Ablagerungen der Tabun Cave in Israel bekannt war, wird erstmals für Syrien aus frischen Eulengewöllen nachgewiesen.

References

Allen, G. M. (1915): Mammals collected by the Phillips Palestine Expedition. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv. Coll. 59 (1): 3–14.

Anonymous (1986): Shrews – from height to heat. — Israel – Land & Nat. 11 (3): 147.

Attalah, S. I. (1966): Mammals,: 664. – In: J.M. Boyd (Ed.): International Jordan Expedition 1966. – Nature 212 (5063): 663–665.

Bate, D. M. A. (1937a): New Pleistocene mammals from Palestine. – Ann. Mag. nat. Hist. (29) 20: 397–400.

Bate, D. M. A. (1937b): The stone age of Mount Carmel, excavations at the Wady el-Mughara. Vol. I, Part II: Palaeontology: The fossil fauna of the Wady el-Mughara Caves. pp. 135–240. Oxford (Clarendon Press).

Biltueva, L. S., Perelman, P. L., Rogatcheva, M. B., Fedorova, E. L., Vorobieva, N. A., Oda, S.-I. & Graphodatsky, A. S. (1999): Comparative cytogenetics of some species of *Crocidura* (Insectivora) with 2n = 40. – Cytologia 64: 293–299.

Bodenheimer, F. S. (1935): Animal life in Palestine. – 506 p.; Jerusalem (L. Mayer).

Clarke, J. E. (1977): A preliminary list of Jordan's mammals. – 20 pp.; Amman (Roy. Soc. Conserv. Nat.).

Ebenau, C. (1996): Faunistische Nachweise aus der Cater Magara (Syrien). – Der Antiberg, Mitteilungen zur Karst u. Höhlenkunde 63: 44–47.

Harrison, D. L. (1964): The mammals of Arabia, I. Insectivora, Chiroptera, Primates. – xx + 192 S.; London (E. Benn).

Harrison, D. L. & Bates, P. J. J. (1991): The mammals of Arabia. – 2nd ed., xv + 354 pp.; Sevenoaks (Harrison Zoological Museum).

Heim de Balsac, H. (1958): La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba XIV. Mammifères Insectivores. – Mém. de l'Inst. francais d'Afr. Noire, no. 53: 301–337 + 3 pl.

Heller, J. (1970): The small mammals of the Guela cave. – Israel J. Zool. 19: 1–49.

Hellwing, S. (1973): Husbandry and breeding of the white-toothed shrews (Crocidurinae) in the Research Zoo of Tel-Aviv University. – Interntl. Zoo Yearb. 13: 127–134.

Hoffmann, R. S. (1996a): Noteworthy shrews and voles from the Xizang-Qinghai Plateau. pp. 155–168 in: Contributions in Mammalogy: A Memorial Volume Honoring Dr. J. Knox Jones, Jr. – il+315 pp.; Lubbock (Museum of Texas Tech University).

Hoffmann, R. S. (1996b): A research information system for mammals with Palaearctic examples. – Bonn. zool. Beitr. 46: 15–32.

Hutterer, R. (1987): The species of *Crocidura* (Soricidae) in Morocco. – Mammalia 50: 521–534.

Hutterer, R. (1993): Order Insectivora, pp. 69–130. – In: Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (eds.): Mammal species of the world. – 2nd ed., xviii + 1206 pp.; Washington – London (Smithson. Inst. Press).

Hutterer, R. & Happold, D. C. D. (1983): The shrews of Nigeria (Mammalia: Soricidae). Bonn. zool. Monogr. 18: 1–79.

Hutterer, R. & Harrison, D. L. (1988): A new look at the shrews (Soricidae) of Arabia. – Bonn. zool. Beitr. 39: 59–71.

Hutterer, R. & Yalden, D. W. (1990): Two new species of shrews from a relic forest in the Bale Mountains, Ethiopia. In: Peters, G. & Hutterer, R. (eds.), Vertebrates in the Tropics, pp. 63–72; Bonn (Museum Alexander Koenig).

Ilani, G. (1987): Shrews in the desert. — Isr. – Land & Nat. 12 (3): 124.

Ilani, G. & Shalmon, B. (1985): Desert shrews. — Isr. – Land & Nat. 10 (3): 126.

Ivanitskaya, E., Shenbrot, G. & Nevo, E. (1996): *Crocidura ramona* sp. nov., (Insectivora, Soricidae): a new species of shrew from the central Negev desert, Israel. – Z. Säugetierkde. 61: 93–103.

Jiang, X. & R. S. Hoffmann (2001): A revision of the white-foothed shrews (*Crocidura*) of southern China. – J. Mamm. 82: 1059–1079.

Kock, D. (1998): The gerbils and jirds of Syria (Mammalia: Rodentia: Muridae: Gerbillinae). – Senckenb. biol. 77: 117–122.

Kock, D., Krupp, F. & Schneider, W. (1994): Einige Säugetiere aus dem Nahr al-Khabur-Gebiet, NE-Syrien. – Säugetierkundliche Mitteilungen 35: 177–183.

Kock, D. & Nader, I. A. (1983): Pygmy shrew and rodents from the Near East (Mammalia: Soricidae, Rodentia). – Senckenb. biol. 64: 13–23.

Krupp, F. & Schneider, W. (1991): Bestandserfassung der rezenten Fauna im Bereich des Nahr al-Habur: 69–85. – In: Kühne, H., Mahmoud, A. & Röllig, W. (Eds.): Berichte der Ausgrabung Tall Seh Hamad/Dur-Katlimmu (Batsh), 1.: Kühne, H. (Eds.): Die rezente Umwelt von Tall Seh Hamad und Daten zur Umweltrekonstruktion der assyrischen Stadt Dur-Katlimu. – 193 S., 5 Karten; Berlin (D. Reimer).

Kumerloeve, H. (1975): Die Säugetiere (Mammalia) Syriens und des Libanon. Eine vorläufige Übersicht (Stand 1974). – Veröff. zool. Staatssamml. München 18: 159–225.

Lavrenchenko, L. A., Milishnikov, A. N., Aniskin, V. M., Warshavsky, A. A. & Woldegabriel Gebrekidan (1997): The genetic diversity of small mammals of the Bale Mountains, Ethiopia. – SINET: Ethiop. J. Sci. 20: 213–233.

Lehmann, E. von (1965): Über die Säugetiere im Waldgebiet NW-Syriens. – Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin, (N.F.) 5: 22–38.

Lehmann, E. von (1966): Taxonomische Bemerkungen zur Säugerausbeute der Kumerloeveschen Orientreisen 1953–1965. – Zool. Beitr., (NF) 12: 251–317.

Lulav, S. (1978): Mammals: 443–446. – In: Serruya, C. (Ed.): Lake Kinneret. – Monogr. Biol. 32: xii + 501; The Hague (Dr. W. Junk).

Maddalena, T. (1990): Systematics and biogeography of Afrotropical and Palaearctic shrews of the genus *Crocidura* (Insectivora: Soricidae): an electrophoretic approach. – pp. 297–308 in: Vertebrates in the Tropics (Peters, G. & Hutterer, R., eds.), Bonn (Museum Alexander Koenig).

Mendelssohn, H. & Yom-Tov, Y. (1999): Fauna Palestina. Mammalia of Israel. – 439 pp. Jerusalem (Israel Academy of Sciences and Humanities).

Misonne, X. (1959): Données sur les rongeurs d'un foyer de peste indien. – Bull. Inst. roy. Sci. nat. Belgique 35 (17): 1–32.

Morlok, W. F. (1978): Nagetiere aus der Türkei (Mammalia: Rodentia). – Senckenb. biol. 59: 155–162.

Nadachowski, A., Smielowski, J., Rzebik-Kowalska, B. & Daoud, A. (1990): Mammals from the Near East in Polish collections. – Acta zool. cracov. 33: 91–120.

Osborn, D. J. & Helmy, I. (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). – Fieldiana Zoology, N. S. 5: xix + 579 pp.

Quérouil, S., Hutterer, R., Barrière, P., Colyn, M., Kerbis Peterhans, J. C. & Verheyen, E. (2001): Phylogeny and evolution of African shrews (Mammalia: Soricidae) inferred from 16s rRNA sequences. – Mol. Phyl. Evol. 20: 185–195.

Rabinovich, R. & Tchernov, E. (1996): Chronological, paleoecological and taphonomical aspects of the Middle Paleolithic site of Qafzeh, Israel. – In: Buitenhuis, H. & Uerpmann, H.-P. (eds.), Archaeozoology of the Near East, II: 5-44. – Leiden (Backhuys Publishers).

Rzebik-Kowalska, B. & Nadachowski, A. (1978): Mammalogical results of the 1977 Near East Expedition of the Cracow Institute of Systematic and Experimental Zoology. – Abstracts 2nd Congr. theriol. internatn.: 124; Brno.

Schlitter, D. A., Hutterer, R., Maddalena, T. & Robbins, L.W. (1999): New karyotypes of shrews (Mammalia: Soricidae) from Cameroon and Somalia. – Annals Carnegie Mus. 68: 1–13.

Shehab, A. H., Kowalski, A. & Daoud, A. (1999): *Apodemus mystacinus* (Danford & Alston, 1877) (Muridae, Rodentia) from Al Hermon and Al Arab Mountains, southern Syria. – Acta Zool. Cracov. 42: 397–401.

Thomas, O. (1920): A new shrew and two new foxes from Asia Minor and Palestine. – Ann. Mag. nat. Hist. 9 (5): 119–122.

Tchernov, E. (1998): The faunal sequence of the Southwest Asian Middle Paleolithic in relation to hominid dispersal event. – In: Akazawa et al. (eds.); Neandertals and Modern Humans in Western Asia: 77-90. – New York (Plenum Press).

Vesmanis, I. (1977): Eine neue *Crocidura*-Art aus der Cyrenaica, Libyen: *Crocidura aleksandrisi* n. sp. (Mammalia: Insectivora: Crocidura): – Bonn. zool. Beitr. 28: 3–12.

Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany; email: r.hutterer.zfmk@uni-bonn.de.

Dr. Dieter Kock, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberganlage 25, D-60325 Frankfurt am Main, Germany; email: dkock@sng.uni-frankfurt.de.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 259–267	Bonn, Dezember 2002

A comparison of animal bones from two wrecks of ships (17^{th} and 18^{th} century) stranded on the North Sea coast of Schleswig-Holstein

Dirk Heinrich

Abstract. Animal remains from two Modern-Age wrecks of cargo boats are compared. The assemblage rescued in the wrecks is strongly influenced by taphonomic circumstances as well as the quality of the cargo. One boat contained nearly exclusively remains of cargo, i.e. bones of processed haddock. These bones are interpreted as remains of a cargo which was ruined by water and thus not worth saving. In the other wreck the excavator found no remains which could have been derived from cargo. It is therefore assumed that the ship had loaded cargo which was not destroyed by water and could be salvaged. The excavation brought forth, however, a lot of objects from daily life as well as animal remains of different mammal species, primarily domestic ones, fowl, and fish, which in all probability must have belonged to the provisions of the crew.

Key words. Archaeozoology, ship wreck, haddock, cargo, provisions, excavation produre.

Introduction

In the course of time, many ships were stranded on the coast of the North Sea (Kühn 1995), some of which could be excavated in the recent past (van der Horst 1991; Kramer 1995; Kühn 1995; Nissen 1969). Not only the ships themselves could be secured in order to study their type and how they were built, but also different finds, which either belong to the equipment of the ship and the property of the crew or represent remains of the cargo, are available for analyses. Such analyses can thus point to trading activities and throw light on life on board (e.g. Brinkhuizen 1994a, 1994b; Englert 1997).

Two wrecks were excavated in a now marshy area near the coast of the North Sea in Schleswig-Holstein. Besides other finds, they contained some animal bones, among which remains of fishes predominated. This material is discussed in the following study.

The wreck from the Hedwigenkoog, Kreis Dithmarschen

This wreck was discovered in 1969 in the Hedwigenkoog some hundred meters to the north of Büsum (Fig. 1) in the northern part of Dithmarschen. Obviously it was wrecked during a tidal wave, for it was found in a former „Wehle", a deep hole caused by streaming water, in the gap of the embankment in the western part of the Hedwigenkoog, where the dike broke several times between 1717 and 1723 AD. According to dendrochronological investigations, the ship was built not earlier than 1690 AD. The type of the ship as well as its equipment point to the early 18th century, and the remains of the cargo and objects of daily life (e.g. ceramics, leather shoes) in it date from around 1720 AD.

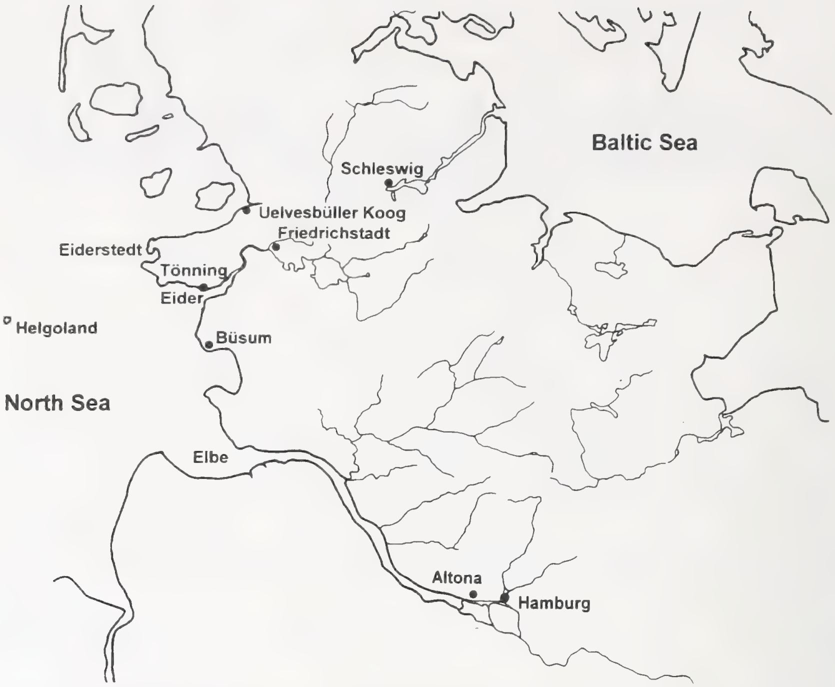


Fig. 1. Schleswig-Holstein, with the topographic situation of the localities and waters mentioned.

Several circumstances, like its topographic situation within the „Wehle“ and the remains of the cargo (see below), seem to rule out that the ship was sunk in order to close the dike. Probably the ship was stranded and it must have been the wreck which caused the rupture of the embankment. Later the ship must have broken up, its valuables been emptied, and itself unrigged.

In 1969 the wreck was going to be excavated, but several unfavourable circumstances allowed only some parts of the structure and findings to be rescued. It was only recently that the wreck as well as the finds were analysed, primarily on the basis of photographs, drawings and excavation reports (Englert 1997); the fish remains which were secured shall be described below.

The wreck from the Uelvesbüller Koog, Kreis Nordfriesland

This wreck was discovered in the Uelvesbüller Koog at the seaside embankment of the Adolfskoog in the northern part of the Eiderstedt peninsula (Fig.1). It was found at the base of the embankment where it obviously was stranded, its plank board partly broken up. Several traces of saw and axe show that the crew – or other persons – had tried to save parts of the ship like stem, deck and rig. According to the archaeological finds, the stranding of the ship must have happened in the first half of the 17th century. Therefore, it may be assumed that this ship was some 100 years older than that of the Hedwigenkoog.

During its excavation in 1994, which was carried out very carefully, a relatively large number of objects was found. Most of them came from near the fire-place, including some of daily life items like pottery, a coin, a comb and a girdle, tools like a knife, and fuel (firewood, peat). Several bones were also discovered there and these are reported below.

Material and methods

The bones discovered in the two wrecks (Tables 1 and 3) were identified based on the reference collection of the Institut für Haustierkunde, stored in the laboratory of the Archäologisch-Zoologische Arbeitsgruppe in the Archäologisches Landesmuseum in Schleswig. The material was analysed according to taphonomic features like species composition, skeletal representation, status of conservation etc. The size of the animals in question was estimated whenever possible and the ecological requirements of the identified species were taken into consideration.

Results

The wreck from the Hedwigenkoog contained a lot of fish remains. Those stored in the magazine of the Archäologisches Landesmuseum came exclusively from haddock (*Melanogrammus aeglefinus*); the total is 1538 bones and bone fragments (Table 1), as well as a number of costae, lepidotrichia, scales, etc., which were not taken into consideration. Most of the bones are vertebrae and a further number is derived from the shouldergirdle; the skeletal elements of the head are absent except for five urohyalia. This indicates prepared fish, which were already decapitated and probably gutted. The haddock remains probably were a special merchandise, which could have been also dried or salted as a sort of stockfish. The chord lengths of 60 measurable cleithra suggests an average total length between around 30 to 50 cm, according to a direct comparison with recent skeletal material (Englert 1997). Only one cleithrum with a chord length of 89 mm points to a total length of 60 cm (factor 6,75; Heinrich 1994). The mean value for the chord length of the cleithra amounts to 60,74 mm,

Table 1: Hedwigenkoog wreck. Haddock – *Melanogrammus aeglefinus*. List of skeletal elements and number of identified specimens (NISP). According to 53 right cleithra and 3 left ones without a right counterpart the minimum number of individuals (MNI) amounts to 56; exclusive of lepidotrichia, spines, scales etc. (Englert 1997).

Skeletal element	left	medium / serial	right	NISP total
urohyale	•	5	•	5
supracleithrale	28	•	38	66
cleithrum	48	•	53	101
postcleithrale	29	•	35	64
scapula	16	•	21	37
coracoideum	26	•	22	48
basipterygium	18	•	22	40
vertebra praecaudalis	•	491	•	491
vertebra caudalis	•	670	•	670
pterygiophorus	•	16	•	16
total				1538

Table 2: Hedwigenkoog wreck. Haddock – *Melanogrammus aeglefinus*. Cleithrum, frequency according to size and estimation of total length (factor after Heinrich 1994; measurements: Englert 1997).

Distribution of Measurements – Chord Length cl. c. l.

size-class mm	48–51,9	52–55,9	56–59,9	60–63,9	64–67,9	68–71,9	72–75,9	…	89–91,9
number	2	7	19	15	12	3	1		1

var.br	x	s	s_x	n
49,0–89,0	60,74	6,66	0,86	60

Total length (estimation) factor 6,75 x measurement	min ca. 330 mm	max ca. 600 mm	x ca. 410 mm

corresponding to an estimated total length of 41 cm (Table 2). The maximum length of haddock is about 100 cm (Ehrenbaum 1936). The relatively uniform size of the fishes also points to merchandise. All in all, 101 cleithra were found, which refer to a minimum number of 56 individuals according to body side and size.

Besides these fish remains, only some remains of movable objects like pottery or shoes and some fuel (peat) were found. As stated above, the fixed equipment on deck was obviously dismantled. It is therefore to be concluded that only non-valuable items were left in the wreck, i.e. that part of the cargo which was ruined by water. In this case, the fish probably had been the main part or even the whole of the cargo, for it must be conceded that an unknown part of the bone material would have been overlooked in the clay-soil during the excavation, which was carried out without any sieving. However, two samples of approximately 5 to 10 litres of soil were saved and sieved during the retrieval campaign. All haddock remains come from these samples. Because of their special quality, these haddock remains are not derived from the provisions of the crew. In that case, remains of various species ought to be expected. However, a flatfish skeleton found near the fire-place could have been a remnant of the provisions. Unfortunately the skeleton is lost; only a slide of it exists in the archives of the Archäologisches Landesmuseum. It can be assumed that further animal remains of the provisions, apart from that skeleton, were overlooked just as remarked above for many haddock bones.

The animal remains from the wreck from the Uelvesbüller Koog are of a different quality. Many objects of daily life were found and the animal remains, which primarily are remains of provisions, probably belong to them (Table 3). Besides some undeterminable bone fragments (mainly of large or medium-sized mammals), remains of cattle (*Bos primigenius* f. taurus) and pig (*Sus scrofa* f. domestica) were identified. They come from more or less fleshy parts of the body (costa, sacrum, tibia). A very large first vertebra (atlas, BFcr: 58,5 mm; Table 4) could have belonged to wild boar (*Sus scrofa*). Horse (*Equus ferus* f. caballus) is represented by a second phalanx. This seems peculiar, for there is no meat in the distal part of the extremity to which this skeletal element belongs.

Fowl are represented by some remains of chicken (*Gallus gallus* f. domestica) and goose (*Anser anser* f. domestica?). These bones are partly from the tip of the wing, especially in the goose (2 phalanx 1 anterior, 1 phalanx 2 anterior, 1 carpometacar-

Table 3: Uelvesbüller Koog wreck. Species list according to the number of identified specimens (NISP) and to the minimum number of individduals (MNI); * probably *Pleuronectes platessa*; 9 fragments of mammal bones, 1 bird bone, and some fish scales could not be determined.

Species	NISP	MNI	Skeletal Elements
Bos primigenius f. taurus	4	1	sacrum, 2 costae, cartilago costalis
Equus ferus f. caballus	1	1	phalanx 2
Sus scrofa f. domestica	2	1	2 tibiae
Sus scrofa ?	1	1	atlas
Rattus spec.	1	1	incisivus
Mammalia total	9		
Gallus gallus f. domestica	2	1	carpometacarpus, tibiotarsus
Anser anser f. domestica	6	1	vertebra, humerus, carpometacarpus 2 phalanges 1 ant, phalanx 2 ant.
Aves total	8		
Clupea harengus	5	1	dentale, 4 vertebrae caudales
Cyprinidae	1	1	vertebra praecaudalis
Gadus morhua	5	1	5 vertebrae caudales
Melanogrammus aeglefinus	1	1	cleithrum
Pleuronectidae	37	2	cleithrum*, 7 vertebrae praecaudales, 26 vertebrae caudales, hypurale, 2 ossa analia
Osteichthyes total	49		
total	66		

Table 4: Uelvesbüller Koog wreck. Measurements of mammal and bird bones according to von den Driesch (1976), those of fishes according to Morales & Rosenlund (1970): *the vertebrae are derived from one individual.

Excavation-Unit	Species	Skeletal Element	Measurement (mm)
55/6	*E. ferus* f. caballus	phalanx 2	GL: 44,5 BP: 53,0 KD: 46,3 Bd: 49,5
55/3	*Sus scrofa*?	atlas	BFcr: 58,5 H: 52,3
55/12	*G. gallus* f. dom.	tibiotarsus	GL: 112,3
55/10	*A. anser* f. dom.?	humerus	Bd: 25,3
55/11	*A. anser* f. dom.?	carpometacarpus	GL: 95,4 Bp: 23,3
55/9	*A. anser* f. dom.?	phalanx 1 anterior	GL: 40,5
55/16	*A. anser* f. dom.?	phalanx 1 anterior	GL: 41,0
51	Gadus morhua*	5 vertebrae caudales	v.ce.gr.l.: 9,3 9,5 9,6 10,7 11,8
51	*Clupea harengus*	dentale	dn.gr.l.: 23,3
51	*Clupea harengus*	3 vert. caud. ant.	v.ce.gr.l.: 3,3 3,8 3,8
51	*Clupea harengus*	vertebra caudalis	v.ce.gr.l.: 3,1
51	*Pleuronectes platessa*?	cleithrum	cl.c.l.: 36,2

pus). It seems possible that people used the wings of geese as a sort of hand-broom. A carpometacarpus, a phalanx 1 ant., and a phalanx 2 ant., all from the left side of the body, are derived from the same individual. Whether the goose remains derived from the greylag goose or from its domestic form could not be determined. The latter, however, is more likely.

Finally, the fish remains are to be mentioned. Some bones are derived from flatfish (Pleuronectidae) and one of them, a cleithrum, is probably from plaice (*Pleuronectes platessa*). At least two individuals are represented by two ossa analia. Herring (*Clupea harengus*) and cod (*Gadus morhua*) are also represented by some bones, which point to one specimen. Haddock and a cyprinid are represented by one bone each.

This variety of species, not only fish but also birds and mammals, and their location near the fire-place suggest that they were provisions of the crew. Nevertheless, the wings of geese may have had a special purpose. The second horse phalanx seems very strange in this connection with finds of provisions.

Last but not least there is one more species, the rat (*Rattus* sp., probably *Rattus rattus*, see below). Not only was an incisor of the upper jaw found, but also gnawing marks on one of the tibiae of pig prove that the ship lodged this rodent.

Discussion and conclusions

Both ships, although of different type, must be characterized as cargo boats (Kühn 1995, Englert 1997), even if only one of them contained remains of its cargo, i.e. processed haddock which must have been ruined by water. Additional cargo, if there was any, as well as the cargo of the second ship must have been worth securing. We may conclude that this boat was not loaded with spoiled merchandise, which people would have left on board. On the other hand, many of the remains of the crew's provisions were found only in this second ship, which was excavated systematically, but not in the first one, except for the flatfish skeleton documented by a slide. This supports the conclusion stated above, that the remains of the provisions as well as an unknown part of the haddock remains from the Hedwigenkoog wreck were probably lost by taphonomic reasons, i.e. the rescue-excavation procedure.

There is nothing to say about the cargo of both ships except to speculate on the haddock. This species occurs in the North Atlantic, and in European waters the North Sea is the centre of haddock distribution. To the south, it decreases rapidly in the English Channel and the Bay of Biscay and to the east in the Danish Straits. It is known that haddock migrate on a large scale in order to follow their prey, that is especially herring spawn besides small fishes. They move as three- and four-year-old animals into the southern and eastern North Sea, where they formed the basis of an important fishery. Elder generations, however, prefer to stay in the northern and western part of the North Sea (Ehrenbaum 1936). The total length of haddock in its third year of life ranges between 28 and 36 cm (Ehrenbaum 1936), and four- to five-year-old ones measure 40 to 50 cm (Curry-Lindahl 1985). Thus most of the fishes may have been three to four years old, or possibly partly had reached their fifth year of life according to a total length spectrum mainly between 30 and 50 cm, as determined by the cleithra. The analysis of a sample of 30 praecaudal vertebrae also points mainly to this age class: 23 of them come from three- and four-year-old specimens, while two are from younger (2 years) and five from older (5 and 6 years) ones. It was very difficult to "read" the year-rings, this result should be taken with reservations.

Taking into consideration the age and size of the fishes in question as well as their migrations, it is fair to assume that they were caught in the eastern or southern North Sea, possibly in the German Bight, in any case not far away. An important fishery for haddock is asserted in an 18th century description by Hasselmann (cit. in Englert 1997: 41 pp.) for the waters around the island Helgoland and further northwest. The main fishery season started in spring and lasted to July. Thus it is possible that it was haddock from Helgoland, which had been bought by the owner of the cargo boat. Its port of destination could have been the market of Hamburg or Altona, if not a smaller one in or near the Eider estuary like Büsum, Tönning or Friedrichstadt (Fig. 1).

Obviously such goods were traded from the markets in question to other places. The haddock remains found in a cess-pit of the 15/16th century in Schleswig, on the basis of size and age seem to be of the same origin, i.e. the German Bight or adjacent waters (Heinrich 1987). Evidence for long distance trade of fish is given by a wreck which was discovered in Dutch coastal waters. It was a ship of the Dutch East India Company which sank in 1735. In the wreck a barrel with remains of decapitated anchovies (*Engraulis encrasicolus*), which presumably were being transported to Batavia, was found (Brinkhuizen 1994a). Another wreck of a 16th century merchant vessel discovered in Dutch waters contained barrels with remains of headless fish, some also with a large part of the backbone removed, i.e. cod, torsk (*Brosme brosme*) and ling (*Molva molva*) or blue ling (*Molva dipterygia*) (Brinkhuizen 1994b). Following from zoogeographical considerations - especially torsk and blue ling are native to the northern parts of the North Sea - the barrels containing these fish could have been part of a cargo loaded perhaps in a Scottish or Norwegian harbour. The author, however, did not exclude that this fish could have been part of the crew's provisions.

The provisions to which the animal remains of the wreck from the Uelvesbüller Koog obviously point must have been relatively varied, the more so as eggshells, nutshells and kernels were also found (Kühn 1995). The species diversity is relatively high, but bone frequencies are low, probably because food remains were thrown overboard. Thus the findings could point to food remains which were lost on deck and thus fell between its planks. Besides common domestic species like cattle and pig, parts of game animals (wild boar?) were possibly also eaten sometimes. Furthermore, chicken and goose belonged to the menu as well as fish. Marine species like herring, cod, haddock and flatfish are to be expected from the waters the ship sailed, but the occurrence of freshwater fishes like cyprinids is not unusual, for such ships visited markets situated on the lower course of rivers like the Eider (e.g. Friedrichstadt) or the Elbe (e.g. Hamburg).

It remains to be settled whether the rat's upper incisor belongs to the black rat (*Rattus rattus*) or to the brown rat (*Rattus norvegicus*). In all probability it must have been the former species, known also under the name "ship-rat" (Niethammer 1975). The brown rat is better adapted to coolness and moisture. It possibly reached the western part of Europe for the first time in early modern times (Heinrich 1991, annotation 9: 140).

All in all, the comparison of these wrecks shows that the amount and quality of finds is influenced to a high degree by taphonomic factors (i.e. excavation procedure). Furthermore the quality of the cargo must be taken into consideration: Only the remains of cargo which probably had lost its value after it was ruined by water are found.

Acknowledgements

I am much indebted to Prof. Dr. Richard C. Hoffmann, York University, Department of History, North York, Ontario, for correcting my English in a former version of this paper.

Zusammenfassung

Tierreste aus zwei neuzeitlichen Frachtschiff-Wracks werden verglichen. Die Fundmaterialien sind in ihrer Qualität sowohl durch taphonomische Gegebenheiten als auch durch die Beschaffenheit der Ladung stark beeinflußt. Ein Schiff enthielt als Überrest der Ladung nahezu ausschließlich Knochen von aufbereitetem Schellfisch, einer Fracht also, die vom Wasser verdorben und nicht rettenswert war. In dem anderen Wrack fand der Ausgräber keine Reste, die zur Ladung gehört haben könnten. Es wird daher angenommen, dass das Schiff Fracht geladen hatte, die nicht vom Wasser zerstört worden war und gerettet werden konnte. Die Ausgrabung brachte jedoch viele Gegenstände des täglichen Lebens zutage sowie auch Reste verschiedener Säugetierarten, hauptsächlich von Haustieren, sowie von Geflügel und Fisch, die wahrscheinlich zum Proviant der Besatzung gehörten.

References

Brinkhuizen, D. C. (1994a): Ansjovis voor Batavia. – In: Reinders, R. & Bierma, M. (reds.): Vis en Visvangst: 55–59. Groningen.

Brinkhuizen, D. C. (1994b): Some notes on fish remains from the late 16th century merchant vessel Scheurrak SO1. – In: Van Neer, W. (ed.): Fish exploitation in the past. Proceedings of the 7th meeting of the ICAZ Fish Remains Working Group. Annls Mus. r. Afr. cent., Sciences Zoologiques 274: 197–205. Tervuren.

Curry-Lindahl, K. (1985): Våra Fiskar. Havs- och sötvattensfiskar i Norden och övriga Europa. – Stockholm.

Driesch, A. von den (1976): Das Vermessen von Tierknochen aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen. – München.

Ehrenbaum, E. (1936): Naturgeschichte und Wirtschaftliche Bedeutung der Seefische Nordeuropas. – Handbuch der Seefischerei Nordeuropas Vol. 2. Stuttgart.

Englert, A. (1997): Das neuzeitliche Wrack aus dem Hedwigenkoog, Kr. Dithmarschen. – Universitätsforschungen zur prähistorischen Archäologie 41. Bonn.

Heinrich, D. (1987): Untersuchungen an mittelalterlichen Fischresten aus Schleswig. Ausgrabung Schild 1971–1975. – Ausgrabungen in Schleswig. Berichte und Studien 6. Neumünster.

Heinrich, D. (1991): Untersuchungen an Skelettresten wildlebender Säugetiere aus dem mittelalterlichen Schleswig. – Ausgrabungen in Schleswig. Berichte und Studien 9. Neumünster.

Heinrich, D. (1994): Die Fischreste aus der frühgeschichtlichen Wurt Elisenhof. - Studien zur Küstenarchäologie Schleswig-Holsteins. Serie A: Elisenhof Vol. 6: 215-249. Frankfurt am Main, Berlin, Bern, New York, Paris, Wien.

Horst, A. J. van der (1991): 'Mit geen drooge oogen om tesien'. De ondergang van het VOC-retourschip 't Vliegend Hart in 1735. – Amsterdam.

Kramer, W. (1995): Die Untersuchung eines Schiffswracks in der Außenelbe. – Archäologische Nachrichten aus Schleswig-Holstein 6: 54–59.

Kühn, H. J. (1995): Ein Schiffswrack des frühen 17. Jahrhunderts aus dem Uelvesbüller Koog, Kr. Nordfriesland. Ein Vorbericht. – Archäologische Nachrichten aus Schleswig-Holstein 6: 68–77.

Morales A. & K. Rosenlund (1979): Fish Bone Measurements. An Attempt to standardize the Measuring of Fish Bones from Archaeological Sites. – Copenhagen.
Niethammer, J. (1975): Zur Taxonomie und Ausbreitungsgeschichte der Hausratte (*Rattus rattus*). – Zool. Anz. 194: 405–415.
Nissen, N. R. (1969): Das Wrack im Hedwigenkoog. – Dithmarschen 1969, 4: 81–83.

Priv.-Doz. Dr. Dirk Heinrich, Institut für Haustierkunde, Olshausenstr. 40, D-24118 Kiel, Deutschland

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 269–290	Bonn, Dezember 2002

Ein Wiedersehen mit dem Hund von Bonn-Oberkassel

Martin Street

Abstract. The animal bones associated with the Magdalénian burial site of Bonn-Oberkassel are revised and a full catalogue is given. Bone fragments of *Canis* are refered to a single dog skeleton, dating from about 12.000 B.P.

Key words. Magdalénian, Oberkassel, fauna, early dogs.

Einleitung

Als G. Bosinski 1977 eine Seminararbeit an der Universität Köln zum Thema „Das Grab von Bonn-Oberkassel“ vergab und zu diesem Zweck das an verschiedenen Instituten aufbewahrte Fundmaterial der 1914 in einem Basaltsteinbruch bei Oberkassel entdeckten Fundstelle (Verworn et al. 1914, 1919) wieder zusammentragen ließ, konnte das Ergebnis nicht vorausgesehen werden. Bei Durchsicht der Tierknochen des späteiszeitlichen Fundplatzes stellte der damalige Referent E. Cziesla fest, dass einige bislang dem Wolf zugeordnete Funde tatsächlich als Haushund (*Canis lupus* f. familiaris) angesprochen werden konnten (Cziesla 1992: 219). Zudem gelang die Zusammensetzung zweier Knochenfragmente, die bis zu diesem Zeitpunkt getrennt im Rheinischen Landesmuseum Bonn bzw. im Geologischen Institut der Universität Bonn aufbewahrt worden waren.

Anschließend wurden die Faunenreste an G. Nobis übergeben, der die bisher verkannten Funde in mehreren Arbeiten behandelte (Nobis 1979, 1981, 1986). In erster Linie handelte es sich dabei um Fragmente eines Schädels, wobei auch Scapula, Humerus-Diaphyse und Metacarpus IV erwähnt wurden. Anhand des bruchstückhaften Materials nahm Nobis (1986: 370) bereits an, dass ursprünglich ein komplettes Hundeskelett vorhanden war.

Da die typologische Ansprache eines an der Fundstelle geborgenen Kunstobjekts in Form eines Tierkörpers (Breuil & Kühn 1927) das Grab in einen jüngeren Abschnitt des „Mittleren Magdalénien“ datierte (Bosinski 1982, 1997), wurde sogleich der Hund von Oberkassel als ältester Beleg für die Domestikation eines Wildtiers gedeutet. Eine weitere Folge dieser Neuanalyse des Fundmaterials war eine ausführliche Neubearbeitung der beiden Menschenskelette durch Henke (1984, 1986).

Anfang der ‘90er Jahre wurde der Fundkomplex von Oberkassel als Thema einer Magisterarbeit erneut vorgelegt (Wüller 1992). Kurze Zeit später und unabhängig davon erhielt der Verfasser im Januar 1993 eine Anfrage von der Oxford Radiocarbon Accelerator Unit/ORAU bezüglich Möglichkeiten der 14C-Datierung jungpaläolithischer Fundstellen in Deutschland und schlug eine Absolutdatierung des Grabes von Oberkassel vor. Nach Absprache mit dem Rheinischen Landesmuseum Bonn/RLMB wurde die Einwilligung zur 14C-Datierung von Funden, einschließlich des Hundes, erteilt. Die Probenentnahme an vier Fundstücken von Oberkassel wurde am 22. April 1994 bei einem Ortstermin im RLMB vom Verfasser sowie von R. A. Housley (ORAU) und C. S. Gamble (University of Southampton) durchgeführt.

Bereits bei der Probeentnahme fiel auf, dass wesentlich mehr Knochenreste als bekannt dem Hund zugeordnet werden konnten; zudem bedurften einige bereits erfolgte Bestimmungen des meist kleinstückigen und stark fragmentierten Materials einer Revision. Darüber hinaus lag für die mit den Menschenskeletten vergesellschafteten Faunenreste lediglich ein unvollständiger bzw. undetaillierter Gesamtkatalog vor. Deswegen wurde nach Rücksprache mit dem RLMB das Faunenmaterial Ende April 1994 vom Verfasser zur Auswertung ausgeliehen. Nach Abschluss der unmittelbar vorgenommenen Analyse wurde das Fundmaterial im Juli 1994, zusammen mit einer ausführlichen Inventarliste, an das RLMB zurückgegeben. Noch im gleichen Monat lagen die ORAU-Datierungsergebnisse vor. Diese fielen unerwartet jung aus, stellten allerdings das Grab einschließlich des Hundes nach wie vor in die späte Eiszeit.

Da ursprünglich geplant war, die Ergebnisse der Absolutdatierung und die Revision der Fauna zusammen mit der Gesamtanalyse des Grabes (Wüller 1992) sowie die neuen Erkenntnisse einer unabhängig laufenden Geländeuntersuchung (Schmitz & Thissen 1995a, b, 1997; Schmitz et al. 1994) gemeinsam zu veröffentlichen, wurden die ORAU-Datierungen bzw. das Manuskript des Verfassers zum Fauneninventar vorerst zurückgehalten. Als allerdings deutlich war, dass die geplante gemeinsame Veröffentlichung nicht zustande kommen würde, wurden die ORAU-14C-Ergebnisse vorgelegt (Street 1995; Street & Wüller 1998) und auch auf Tagungen in Amiens und Nemours (Frankreich) sowie Berlin z. T. kontrovers diskutiert (Baales & Street 1996, Housley et al. 1997, Street & Baales 1997).

Durch die Vermittlung von N. Benecke (DAI, Berlin) bestand im Oktober 1997 die Möglichkeit einer zusätzlichen Datierung des Oberkassel-Hundes durch das Kieler AMS-Labor. Drei weitere Knochenproben wurden vom Verfasser im RLMB entnommen und eingereicht. Diese lieferten bald Ergebnisse, die der Oxford-Serie recht ähnlich sind (Tabelle 1). Sowohl die Absolutdatierung als auch in diesem Kontext plausibel erscheinende Vergleiche mit Kunstformen des ausgehenden Magdaléniens wurden von Baales & Street (1998) diskutiert und der Vorschlag gemacht, eine Neuinterpretation der Altersstellung von Bonn-Oberkassel in Erwägung zu ziehen. Zusätzlich fasst letztere Publikation auch das Fauneninventar von Oberkassel kurz zusammen. Das Thema des vorliegenden Aufsatzes, der Herrn G. Nobis, dem ersten Bearbeiter des Oberkasseler Hundes, gewidmet ist, bildet eine bisher nicht verfügbare, detaillierte Darstellung des Fundmaterials von Oberkassel.

Tabelle 1: ^{14}C-Alter des Fundplatzes Bonn-Oberkassel

Lab. Nr.	Datum ^{14}C BP	Tierart	Anatomie	Bezeichnung	Inventar RLMB
KIA-4163	11,620 ± 60	*Canis familiaris*	ulna dext.	OB 31	RLMB D001001, 16
KIA-4161	12,110 ± 45	*Canis familiaris*	maxilla dext.	D 1001a	RLMB D001001, 01
KIA-4162	12,210 ± 60	*Canis familiaris*	humerus dext.	D 1001a	RLMB D001001, 01
OxA-4793	12,270 ± 100	*Canis familiaris*	ulna sin.	OB 1+D 1001c	RLMB D001001, 03
OxA-4790	11,570 ± 100	*Homo sapiens* (m.)	humerus sin.	D 999,56	RLMB
OxA-4791	11,780 ± 90	*Ursus* sp.	os penis	D 1000a	RLMB D001000, 01
OxA-4792	12,180 ± 100	*Homo sapiens* (f.)	humerus sin.	D 999,30	RLMB

Das Fundmaterial

Bei der Neubearbeitung war neben einer ausführlichen Bestimmung des gesamten Faunenmaterials von Oberkassel auch ein Katalog analog Henkes (1986) Beschreibung der menschlichen Funde beabsichtigt. Alles, auch noch so kleine Bruchstücke, wurde möglichst genau bestimmt, wobei viele Fragmente lediglich groben Kategorien („Wirbel“, „Rippe“, „spongiose Knochen“...) zugeordnet wurden und nicht bis zur Tierart bestimmt werden konnten. Zudem wurden alle Funde mit einer Lupe (20x) nach Spuren von Modifikationen (Schnittspuren, Verfärbungen usw.) untersucht. Verworn et al. (1919: 7) beschreiben die Fundlage als eine rot-verfärbte Schicht unter einem Basaltschutt mit liegendem sandigen, glimmerhaltigen Lehm. Rote Verfärbung, Sand und schwarze glimmerartige Partikel konnten in unterschiedlichem Maß an den meisten Knochen erkannt werden. Die mineralischen Partikel werden im Folgenden unverbindlich als „Tuff“, die Verfärbung als „Hämatit“ bezeichnet.

Die Funde von Oberkassel werden heute in mehreren Kisten im Rheinischen Landesmuseum Bonn aufgehoben und tragen Beschriftungen, die auf verschiedene Inventarisierungs-Systeme zurückgehen. Während einige Funde seit ihrer Entdeckung in diesem Institut liegen, ist eine Anzahl weiterer Faunenreste früher im Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Bonn aufbewahrt worden, bevor die zwei Inventare in den ‘70er Jahren vereinigt wurden.

Drei Inventarsysteme können erkannt werden. Die Funde, die immer im Rheinischen Landesmuseum Bonn lagerten, befinden sich in Kisten und haben Etiketten, die auf das Inventar vom Anfang des letzten Jahrhunderts zurückgehen. Die Inventarnummern D998 und D999 (mit Zusatzkennung) wurden den beiden Menschenskeletten zugeteilt, während alle weiteren Funde die Nummern D1000 und D1001 (mit Zusatzkennung in Form von Buchstaben) erhielten. Funde, die aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut Bonn entnommen wurden, haben diese Inventarnummern nicht, sondern erhielten (erst in den ‘70er Jahren?) lediglich eine fortlaufende Nummerierung mit Tusche. In der vorliegenden Studie werden diese Funde mit OB 1, OB 2 usw. bezeichnet. Das dritte Inventarsystem befindet sich im Computer des Rheinischen Landesmuseums und liegt dem Fundmaterial im Form von knappen Ausdrucken bei. Dieses Inventar basiert auf dem ursprünglichen Inventarsystem, lediglich mit dem Unterschied, dass die alphabetische Zusatzkennung hier (wohl durch Belange der Informatik bedingt) in Zahlen umgewandelt wurde. So wurde aus D1001a etwa D001001, 01 bzw. D1001d wird D001001, 04.

Funde ohne ursprüngliche Inventarnummer (z. B. aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut) liegen jetzt in Tüten bzw. Kisten vor, zusammen mit Papierzetteln, die „*Oberkassel*“ sowie eine zusätzliche römische Zahl tragen. Im Computer des Rheinischen Landesmuseums werden solche Funde mit einer höheren Inventarnummer geführt, z. B. von D001001,07 bis hin zu D001001,21. Eine entsprechende Nummer kann mehrere der mit OB-Zahl beschrifteten Funde umfassen. Die vorliegende Analyse zitiert sowohl die heutige Computer-geführte Inventarnummer der Funde als auch die ursprüngliche Bezeichnung, wenn vorhanden. Ausgeschlossen von der Besprechung des Fundmaterials sind die Menschenreste (Henke 1986) sowie der Unterkiefer des Hundes, der bereits von Nobis (1986) ausführlich vorgestellt wurde und der z. Z. der Analyse des Verfassers unzugänglich im Museum ausgestellt war.

Katalog der Oberkassel-Funde

Außer den Tierresten liegen von Oberkassel mehrere nicht-organische Reste vor. Sie werden hier aufgelistet (Tabelle 2) und kurz beschrieben.

Nicht-organische Reste

D 1001e (RLMB D001001, 05) sind acht in einer Schachtel enthaltene kantige Basaltstückchen mit der Beschreibung „*Durch Roteisenstein gefärbte Basaltbrocken*“. Womöglich stammen die mit Hämatitspuren gefärbten Fragmente von der das Grab überlagernden Schuttschicht (Verworn et al. 1919: 3).

D 1001f (RLMB D001001, 06) ist eine Sedimentprobe mit der Beschriftung „*Lehm der Fundschicht mit Kohleresten*“ und besteht aus Sand, Tuff? (keine Holzkohle!) und Hämatit.

Tabelle 2: Nicht-organische Reste von Bonn-Oberkassel.

Laufende Inventarnummer des RLMB (ggf. auch ursprüngliche Inventarnummer)	Geol.-Pal. Institut (OB)	Beschreibung	Anhaftendes Material
RLMB D001001, 05 (D 1001e)		Acht kantige Basaltstückchen	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 06 (D1001f)		Sedimentprobe	
RLMB D001001, 07	44, 45, 46	Fünf Gipsabgüsse	
RLMB D001001, 19		Kleine Feuersteinlamelle	Sand
RLMB D001001, 20		Sedimentprobe	
RLMB D001001, 21	67	Fragment hellgelbgrünen Gesteins	Sand, evtl. Hämatit

Die Inventarnummer RLMB D001001, 07 beschreibt fünf Gipsabgüsse unbestimmter Rippenfragmente. Drei davon tragen zusätzlich die Nummern OB 44, OB 45 und OB 46, mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit ein Fehler, da die gleichen Nummern sich ebenfalls auf drei kleinen Knochenfragmenten der Sammlung des Geologisch-Paläontologischen Instituts befinden. Entsprechende Funde werden nirgendwo in der Originalpublikation (Verworn et al. 1919) erwähnt und der Verdacht liegt nahe, dass die Objekte zu einem späteren Zeitpunkt und irrtümlich dem Inventar beigelegt wurden.

RLMB D001001, 19 ist eine kleine Feuersteinlamelle. Das Stück wird in der Publikation von Verworn et al. (1919: 7) erwähnt. Es wird vermerkt, dass das Stück beim Sieben einer unmittelbar unter dem Basaltschutt entnommenen Sedimentprobe gefunden wurde. Der Fund ist somit sicherlich mit dem Grab in Verbindung zu bringen.

RLMB D001001, 20 ist eine aus Sand und Tuff (?) bestehende Sedimentprobe mit der Original-Beschreibung „*Schlämmrückstand der Fundschicht*“.

OB 67 (RLMB D001001, 21) lag ursprünglich zusammen mit einem Etikett „*Oberkassel XI*“. Das Stück passt mit seiner Beschriftung in die Serie einer Anzahl kleiner Knochenfragmente, denen es farblich und in seiner Größe auch ähnelt. Es handelt sich hierbei aber um ein Gesteinsbruchstück. Das gelb-grüne Fragment weist einige Körner oder Kristalle (Quarz?) auf. Es handelt sich evtl. um ein vulkanisches Gestein (Trachyt?) oder um einen feinkörnigen Quarzit, wie er im Paläolithikum auch für die Herstellung von Artefakten verwendet wurde. Zwei Bruchfacetten des Stückes sind alt, während alle weiteren auf rezente Beschädigung zurückgehen.

Tierreste

Hund (*Canis lupus* f. familiaris)

Die Bestimmung des Hundes wurde durchgeführt im Vergleich mit dem Skelett eines großen rezenten Schäferhund-Mischlings, mit dessen Hilfe auch viele kleinere Fragmente mit großer Sicherheit einem bestimmten Skelettteil zugeordnet werden konnten. Allerdings war die nähere Bestimmung mehrerer Kleinstfragmente (ca. 1 cm groß) auch mit dieser Hilfe nicht möglich. Mehrere Schädelteile des Hundes sind vorhanden (z. B. Nobis 1986), darunter Fragmente des Ober- und Unterkiefers sowie Einzelzähne (Tabelle 3). Alle Funde können einem einzigen Individuum zugeordnet werden.

Schädel und Bezahnung

Drei Funde vom Schädel des Hundes tragen die gleiche Inventarnummer D1001a = RLMB D001001, 01 (Tabelle 3). Es sind ein größeres Fragment des rechten Unterkiefers, ein Fragment des Processus coronoideus vom linken Unterkiefer sowie das rechte Intermaxillare mit I2 und I3 (Abb. 1). Alle Funde wurden von Nobis (1986) erwähnt. Die Originalpublikation (Verworn et al. 1919: 9) macht deutlich, dass zumindest der rechte Unterkiefer der Schicht mit den Menschenfunden zuzuordnen ist. Dank der Analyse von Nobis (1986) erübrigt sich eine nähere Beschreibung der Funde an dieser Stelle. Allerdings mutet Steinmanns Beschreibung des recht kleinen Exemplars (Nobis 1986) als von „*gewöhnlicher Größe*“ heute als verfehlt an.

Ein Fund mit Inventarnummer D1001b (RLMB D001001, 01) wurde bereits von Nobis (1986) als rechter Oberkieferbackenzahn (M1) vom Hund bestimmt. Die Höcker der Kaufläche zeigen bereits Abnutzung. Der Fund weist keine Verfärbung durch Hämatit auf. Die Abmessungen des Stückes liegen zwischen denen des rezenten Vergleichsmaterials (cf. großer Schäferhund) und denen eines kleinen, präborealzeitlichen mesolithischen Hundes von Bedburg-Königshoven (Street 1989)(Tabelle 4).

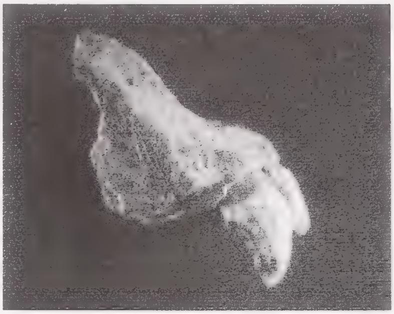


Abb. 1: Intermaxillare (rechts) des Hundes (*Canis lupus* f. familiaris) von Bonn-Oberkassel.

Insgesamt sechs Einzelzähne werden unter der Inventarnummer RLMB D001001, 01 zusammengefasst. Wahrscheinlich sind sie, wie die Ober- und Unterkieferfragmente, immer im RLM Bonn aufbewahrt worden, wohl ursprünglich unter der Inventarnummer D1001a. Die

Tabelle 3: Schädel und Bezahnung des Hundes (*Canis lupus* f. familiaris) von Bonn-Oberkassel (*Fund bei Nobis 1986 beschrieben).

Laufende Inventarnummer des RLMB (ggf. auch ursprüngliche Inventarnummer)	Geol.-Pal. Institut (OB)	Beschreibung	Anhaftendes Material
RLMB D001001, 01 (D 1001a)		* Maxilla dext, mit Incisivi 2 und 3	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 01 (D 1001a)		* Mandibula dext, mit C, P_4, M_1, M_2	Im RLMB ausgestellt
RLMB D001001, 01 (D 1001a)		* *Processus coronoideus* des linken Unterkiefers	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 01 (D 1001b)		* Oberkiefer-Molar 1 dext.	Sand und Tuff, ohne Hämatit (gründlich gereinigt?)
RLMB D001001, 01		* Oberkiefer-Prämolar 1 sin.	Sand, Tuff, Hämatit (und Gips?)
RLMB D001001, 01		* Oberkiefer-Prämolar 3 sin.	Sand, Tuff, Hämatit (und Gips?)
RLMB D001001, 01		* Unterkiefer-Incisivus 1 dext.	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 01		* Unterkiefer-Incisivus 2 dext.	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 01		* Unterkiefer-Incisivus 3 dext.	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 01		Unterkiefer-Prämolar 2 sin.	Ohne Sand, Tuff und Hämatit (gründlich gereinigt?)
RLMB D001001, 21	48	Bester Vergleich ist mit rechtem *Os occipitalis* von *Canis familiaris*	Sand

Tabelle 4: Maße vom rechten M^1 des Hundes von Bonn-Oberkassel im Vergleich.

M^1	Länge	Breite
rezenter Hund	15,4 mm	17,75 mm
RLMB D001001, 01	14,5 mm	16,1 mm
Bedburg-Königshoven (Street 1989)	12,5 mm	14,7 mm

rechten I1, I2 und I3 stammen vom Unterkiefer (Nobis 1986) und zeigen anhaftenden Sand, Tuff (?) und Hämatit.

Zwei Prämolaren des linken Oberkiefers (P1, P3) mit der gleichen Inventarnummer werden ebenfalls von Nobis (1986) beschrieben. Die Wurzel des zweiten Zahns ist (rezent?) abgebrochen, doch immer noch als getrennter Rest vorhanden. Ein weiterer Zahn mit Inventarnummer RLMB D001001, 01 wird von Nobis nicht erwähnt und konnte als ein linker unterer Prämolar (P2) bestimmt werden. Auch bei diesem Fund fehlt ein Teil der Wurzel.

Der Fund OB 48 (RLMB D001001, 21), ursprünglich mit einem Zettel „*Oberkassel XI*“, ist ein kleines Knochenfragment, das ein Teil des hinteren Schädels (Os occipitalis dextr.) vom Hund zu sein scheint.

Wirbel und Rippen

Eine Anzahl Knochenfragmente konnte als Wirbel identifiziert werden (Tabelle 5). Einige davon sind mit Sicherheit als Hals- bzw. Lendenwirbel des Hundes zu bestimmen.

Die Inventarnummer RLMB D001001, 10 umfasst drei Fundstücke mit den Beschriftungen OB 21, OB 11, OB 45. Das erste Stück hatte auch die Bezeichnung „*Oberkassel VI*“ und ist ein Bruchstück der caudalen Artikulationsfacette des ersten Wirbels (Atlas). OB 11 und OB 45 (auch als „*Oberkassel II*“ bezeichnet) konnten zusammengesetzt werden und sind Teile des zweiten Wirbels (Axis).

Die Inventarnummer RLMB D001001, 11 umfasst vier Wirbelknochen OB 12 – OB 15, ursprünglich mit der Bezeichnung „*Oberkassel II*“. Die drei ersten konnten deutlich als dem

Tabelle 5: Rumpfskelett des Hundes von Bonn-Oberkassel.

Laufende Inventarnummer des RLMB (ggf. auch ursprüngliche Inventarnummer)	Geol.-Pal. Institut (OB)	Beschreibung	Anhaftendes Material
RLMB D001001, 10	21	Linke caudale Epiphyse eines Atlas (CV 1)	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 10	11	Fragment eines Halswirbels (CV 2), paßt an OB 45	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 10	45	Fragment eines Halswirbels (CV 2), paßt an OB 11	Sand und Hämatit
RLMB D001001, 11	12, 13, 14, 15	Wirbel; OB 12–14 Lendenwirbel	Sand, Tuff, schwach Hämatit
RLMB D001001, 21	59	Nicht verwachsene kraniale Epiphyse eines Lendenwirbels, paßt an OB 14	Sand und Hämatit
RLMB D001001, 10	4	Vordere linke Rippe, *Canis familiaris*?	Sand und Hämatit
RLMB D001001, 10	6	Linke Rippe 1 (?), von *Canis familiaris*	Sand und Hämatit
RLMB D001001, 04 (D 1001d)		Vier kleine Rippenfragmente	Sand, Tuff und Hämatit

Hund zugehörige Lendenwirbel bestimmt werden; OB 14 entspricht am ehesten Lendenwirbel 6. Die poröse Beschaffenheit der Knochensubstanz und die Tatsache, dass die Epiphysen aller Wirbel sowohl kranial als auch kaudal nicht verwachsen sind, sprechen dafür, dass es sich um ein relativ junges Tier handelt. RLMB D001001, 21 (OB 59) mit der ursprünglichen Beschriftung „*Oberkassel XI*“ ist die nicht verwachsene kraniale Epiphyse eines Lendenwirbels und konnte an OB 14 angepasst werden.

Auch Rippenfragmente werden dem Hund zugeordnet. RLMB D001001, 10 (OB 4, OB 6) sind auch als „*Oberkassel I*“ registriert. Bei dem ersten Stück handelt es sich um eine vordere linke Rippe (Costa 2 / 3 / 4), die sicherlich *Canis lupus* f. familiaris zugeordnet werden kann. OB 6 ist sehr wahrscheinlich die nicht verwachsene, erste linke Rippe desselben Tieres. D 1001d (RLMB D001001, 04) umfasst vier kleine Rippenfragmente, die dem Hund zugeordnet werden. Zwei dieser Stücke konnten als rechte Rippen bestimmt werden.

Vordere Gliedmaßen

Das Vorderbein vom Hund wird durch eine Anzahl von Elementen vertreten (Tabelle 6). Einige davon wurden bereits von Nobis (1986) erwähnt.

Tabelle 6: Vorderbein des Hundes von Bonn-Oberkassel (* Fund bei Nobis 1986 beschrieben).

Laufende Inventarnummer des RLMB (ggf. auch ursprüngliche Inventarnummer)	Geol.-Pal. Institut (OB)	Beschreibung	Anhaftendes Material
RLMB D001001, 01 (D 1001a)		* Rechtes Schulterblatt	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 14	23	* Epiphyse eines linken Humerus	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 01 (D 1001a)		* Schaft eines rechten Humerus	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 09	3	* Schaftfragment des linken Radius	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 03 (D 1001c)		* Schaftfragment der linken Ulna	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 03	1	* Schaftfragment der linken Ulna	Sand, Tuff und Hämatit
RLMB D001001, 16	31	* Rechte Ulna	Sand und Hämatit
RLMB D001001, 08	2	* Linker Metacarpus IV	Sand

D 1001a (RLMB D001001, 01) ist das distale Gelenkende eines rechten Schulterblatts, das bereits von Nobis (1986) erwähnt wird.

RLMB D001001, 14 (OB 23) ist die nicht verwachsene Epiphyse eines linken Humerus (Abb. 2), die von Nobis (1986: 369) „mit hoher Wahrscheinlichkeit“ *Felis lynx* zugeordnet wurde. Das Stück ist mit einem entsprechenden Vermerk versehen. Es korrespondiert jedoch in allen morphologischen Details mit dem entsprechenden Knochen eines rezenten Haushundes. Obwohl der Oberkasseler Humerus etwas kleiner als der des rezenten großen Mischlings ist, stehen die Maße des vorliegenden Knochens durchaus in Proportion zu den Größenunterschieden, die an allen übrigen vorhandenen Skelettteilen beobachtet werden konnten.

Tabelle 7: Maße vom rechten Humerus des Hundes von Bonn-Oberkassel im Vergleich.

Femur	SD
rezenter Hund	16,9 mm
RLMB D001001, 01	11,7 mm
Bedburg-Königshoven (Street 1989)	10,0 mm

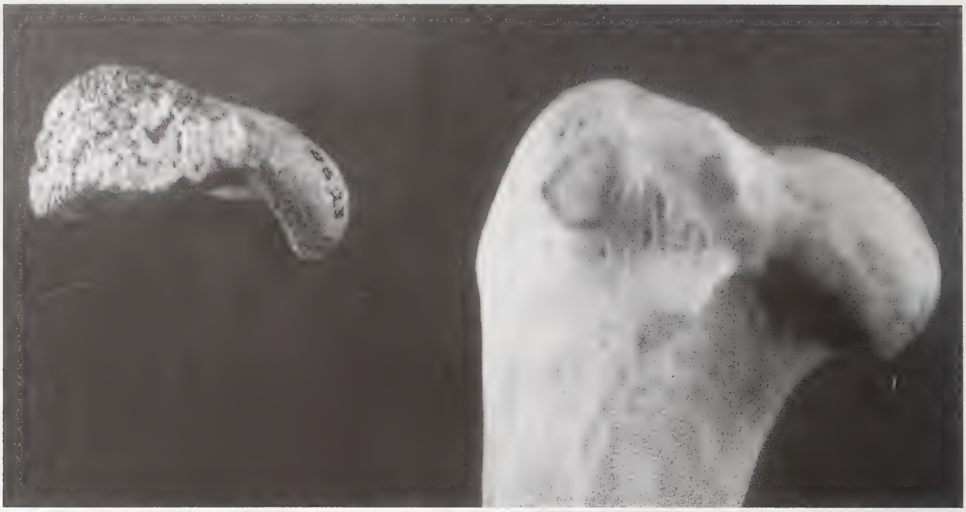


Abb. 2: Nicht verwachsene Epiphyse eines linken Humerus des Hundes von Bonn-Oberkassel (im Vergleich zu einem rezenten Schäferhund-Mischling).

Die Inventarnummer D 1001 a (RLMB D001001, 01) beschreibt den Schaft eines rechten Oberarmknochens (Abb. 3). Den einzig möglichen Messwert (nach von den Driesch 1976) liefert die kleinste Breite der Diaphyse SD (Tabelle 7), welche nochmals zeigt, dass der Oberkasseler Hund deutlich kleiner als der rezente Mischling (wenn auch größer als ein präborealer Hund von Bedburg-Königshoven) war. In Analogie zur linken proximalen Epiphyse RLMB D001001, 14 (OB 23) war der Knochen wohl nicht verwachsen und ist folglich einem jüngeren Tier zuzuordnen.

D 1001 c (RLMB D001001, 09 / OB 3): Es liegt ein Schaftfragment des linken Radius vor (Abb. 4). Ein mit dem Datum 27. 2. 1914 versehener, beiliegender Vermerk bezeichnet das Stück als „*Cervus capreolus L. ulna*“. Eine neuere Beschriftung beschreibt es dagegen als „*Rad. Diaphys. dextr. Reh?*“, eine Bestimmung, die dann auch veröffentlicht wurde (Nobis 1986). Die vom Verfasser vorgenommene Untersuchung ergab, dass das Knochenfragment morphologisch eindeutig einem Carnivoren zugeordnet werden muss und tatsächlich mit der zusammengesetzen linken Ulna OB 1 und D 1001 c (RLMB D 001001,03), von Nobis (1986) als *Felis lynx* bestimmt, artikuliert werden kann (Abb. 4). Die Artikulation wird bestätigt durch rezente Frakturen, die an beiden Knochen in gleicher Höhe auftreten. Vielleicht entstanden diese während der Aufbewahrung des Materials; eine andere und wahrscheinlichere Möglichkeit ist, dass die Knochen im anatomischem Zusammenhang gefunden wurden und die Frakturen bei der Bergung verursacht wurden. Vielleicht handelt es sich hierbei um die Knochen, die von Steinmann (Verworn et al. 1919: 9) als „*mehrere Knochen von Capreolus caprea, dem Reh*“ beschrieben wurden.

Inventarnummer RLMB D001001, 03 umfasst heute zwei zusammengesetze Fragmente (OB 1 and D 1001 c), die einen längeren Abschnitt eines linken Ulnaschaftes bilden (Abb. 4). Ein beigefügter Vermerk besagt „*Ulna-Diaphyse vom Luchs*“; unter Vorbehalt wird das Stück dann in der 1986 publizierten Revision der Fauna als dieser Tierart zugehörig bestimmt (Nobis 1986). Die Möglichkeit, das Stück mit einem rezenten Haushund zu vergleichen, ergab jetzt, dass die Ulna eindeutig vom Hund stammt und mit dem Schaftfragment des linken Radius (s. oben) artikuliert.

RLMB D001001, 16 (OB 31) ist ein Fragment der rechten Ulna, die nicht vom Luchs (Nobis 1986), sondern eindeutig vom Haushund stammt (Abb. 5). Obwohl nur wenig von der rechten Ulna erhalten ist, war es dennoch möglich, eine osteometrische Messung vorzunehmen

(DPA 23.6 mm; Rezenter Hund 35.0 mm). Es ergibt sich ein Minimalwert, da das Stück verwittert ist.

RLMB D001001, 08 (OB 2) ist der linke Metacarpus IV vom Haushund (Abb. 6). Das Stück steht in demselben Größenverhältnis zum rezenten Hund, was auch für alle anderen besprochenen Skelettteile zutrifft.

Bär (*Ursus arctos* bzw. *Ursus* sp.)
Eine Bärenart ist in Bonn-Oberkassel durch drei Funde vertreten.

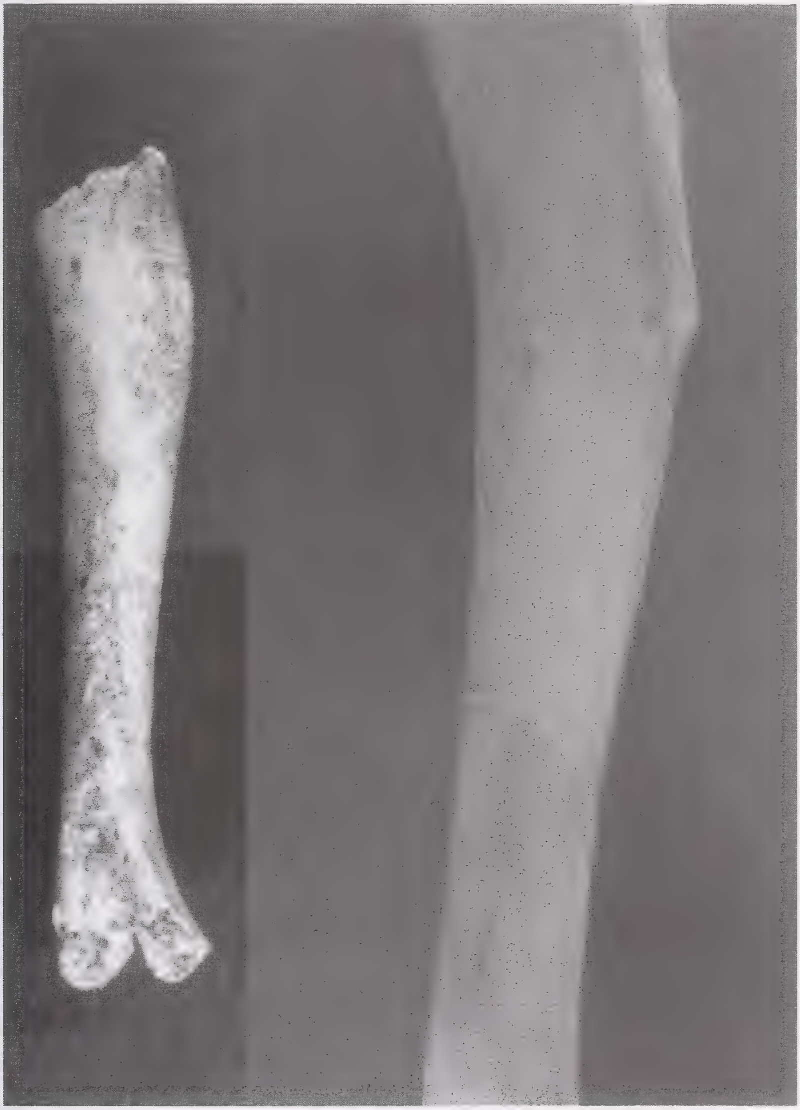


Abb. 3: Schaftfragment eines rechten Humerus des Hundes von Bonn-Oberkassel.

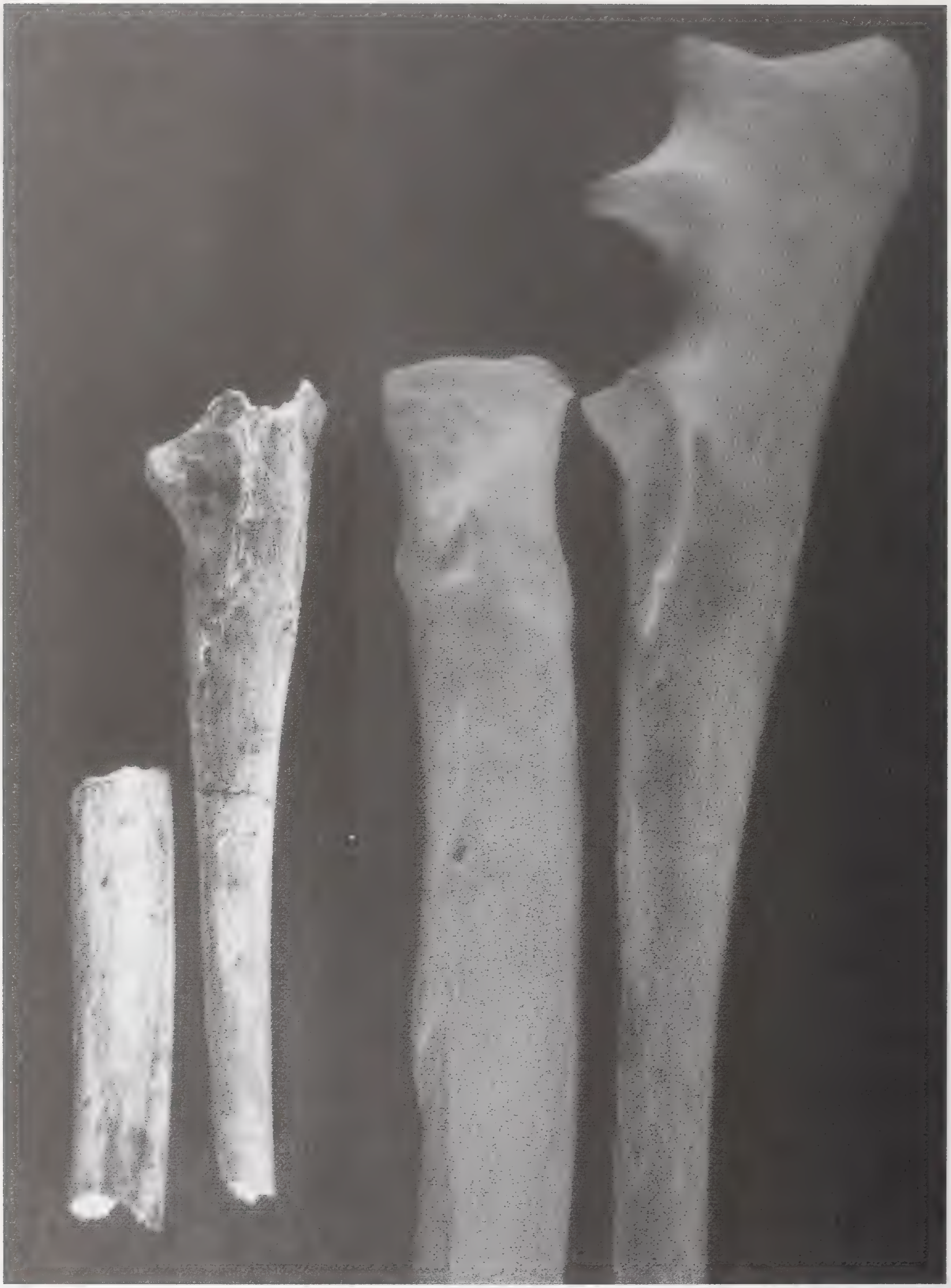
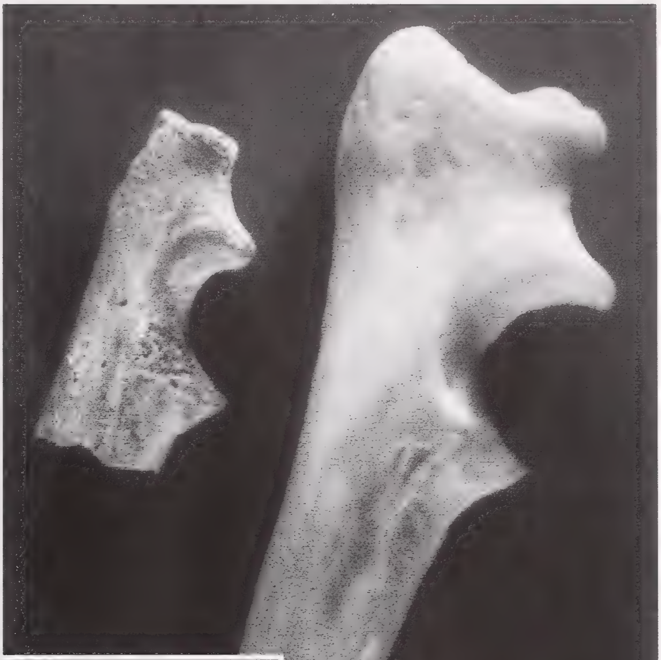


Abb. 4: Zusammengehörende Radius und Ulna der linken Vorderextremität des Hundes von Bonn-Oberkassel.

Abb. 5: Rechte Ulna des Hundes von Bonn-Oberkassel.



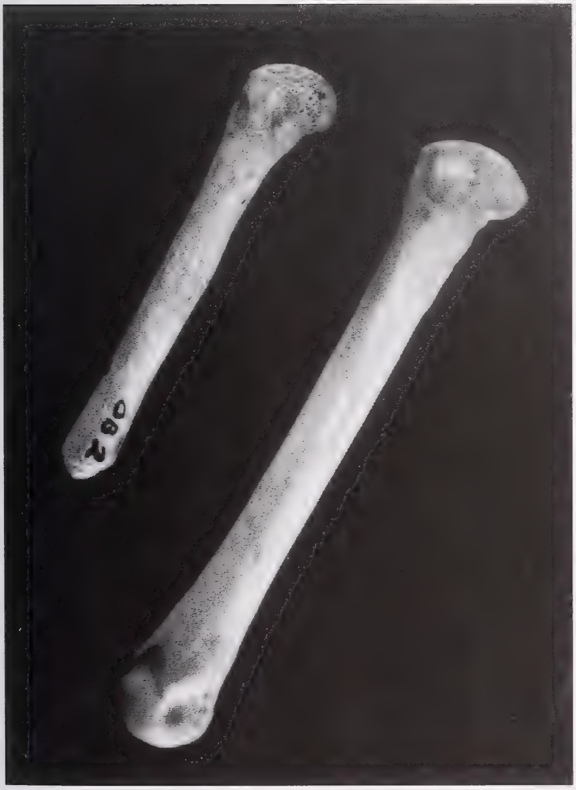


Abb. 6: Linker Metacarpus IV des Hundes von Bonn-Oberkassel.

Backenzahn
D 1001b (RLMB D001001, 02) ist ein rechter Unterkiefermolar (M3), der bereits von Nobis (1986) beschrieben wurde. Der Zahn wurde auch bei der Erstveröffentlichung erwähnt, allerdings hier irrtümlich als Prämolar vom Höhlenbären (*Ursus spelaeus*) bestimmt (Verworn et al. 1919). Anhand eines Größenvergleichs unter Verwendung metrischer Daten von Musil (1964) sowie Boessneck & von den Driesch (1973) stellte Nobis (1986) fest, dass es sich hier um den Zahn eines Braunbären handelt (Tabelle 8). Allerdings gibt Bishop (1982, Tabelle 10) andere metrische Daten für die Länge des M3 an, nach denen das Oberkassel-Exemplar entweder ein besonders kleines Individuum von *Ursus spelaeus* oder ein besonders großes von *Ursus arctos* darstellen könnte. Der spätglaziale Kontext mach jedoch eine Bestimmung als Braunbär mehr als wahrscheinlich.

Tabelle 8: Maße des rechten M_3 eines Braunbären von Bonn-Oberkassel im Vergleich. Breite nach Bishop (1982) stellt einen Mittelwert aus mehreren Exemplaren dar.

M_3	Art	Länge	Breite
Brillenhöhle (Nobis 1986)	*Ursus arctos*	21.5	15.5
Prédmost (Nobis 1986)	*Ursus arctos*	21.5 – 26.5	16.2 – 19.3
versch. (Bishop 1982)	*Ursus arctos*	15.4 – 22.5	14.6
D001001, 02	*Ursus arctos*	21.9	16.0
Prédmost (Nobis 1986)	*Ursus spelaeus*	24.3 – 30.4	18.1 – 20.8
versch. (Bishop 1982)	*Ursus spelaeus*	21.3 – 32.4	19.1

Schneidezahn
Die Spitze eines kleinen schwarzgefärbten Raubtierzahns RLMB D001001, 12 (OB 19) stellt offensichtlich die „*Spitze eines Kanidenreißzahns*“ dar, die während des Siebens einer Sedimentprobe gefunden wurde (Verworn et al. 1919). Die Publikation stellt fest, dass der Fund entweder der Fundschicht der Menschenreste oder dem Liegenden entstammt. Ein dem Fund beiliegender Zettel „*Incisor 3 dextr. - nicht Haushund!*“ stellt lediglich fest, dass der Zahn nicht vom Hund stammt, identifiziert den Fund aber nicht.

Der Fund wurde vom Verfasser mit zahlreichen Zähnen vom Bären (*Ursus spelaeus*) eines jungpleistozänen Fundplatzes, der Grotte Scladina in Belgien (Otte 1992), verglichen. In seiner Größe und Morphologie zeigte das Oberkassel-Exemplar auffallende Ähnlichkeit mit 28 Oberkiefer-Schneidezähnen (rechter I1), wobei der Zahn an das untere Ende der Variationsbreite zu stellen ist. Der Vergleich lässt keinen Zweifel bei der Bestimmung des Stückes als Bär, sogar eine Abnutzungs-Facette am labial-medialen Teil des Zahnes fand sich bei mehreren der Sclayn-Funde wieder.

Penisknochen
Einem Fund D 1000a (RLMB D001000, 01) liegt heute noch der ursprüngliche Fundzettel bei, auf dem lediglich die Wörter „*Langer Knochen*“ stehen. Das Stück wurde von Szombathy (1920) als Penisknochen eines Bären richtig identifiziert, später von Mollison sogar der Art *Ursus spelaeus*, vielleicht einem juvenilen Tier, zugeordnet (Mollison 1928).

Dem Penisknochen wurde in der Originalpublikation (Verworn et al. 1919) besondere Bedeutung beigemessen, von Verworn wurde er als „*Kulturbeigabe*“ angesehen. Eine genauere Betrachtung des Fundes durch den Verfasser zeigte mehrere, bisher unbeschriebene Gruppen von feinen Kratzern auf der Knochenoberfläche. Während zwei dieser Gruppen die verwitterte Knochensubstanz der Oberfläche durchschneiden und somit deutlich auf rezente Beschädigung zurückzuführen sind, wurde eine längere Serie von Schnittspuren entlang der konvexen Kante des Stückes nachträglich durch Hämatit überlagert, was auf ihre Entstehung vor der Einbettung schließen lässt. Ihr Vorhandensein berichtigt die Aussage Verworns, dass der Knochen unmodifiziert sei, unterstützt aber gleichzeitig seine Ansicht, dass es sich hier um eine „*Kulturbeigabe*", evtl. eine Ahle oder ein „*pfriemartiges Werkzeug*" handele (Verworn et al. 1919).

Das Stück wurde vom Verfasser mit Angaben aus der Literatur sowie einer Reihe von Penisknochen von *Ursus spelaeus* einer belgischen Höhlenstation verglichen. Beim Oberkassel-Fund fehlt der für den Höhlenbären typische symmetrische Querschnitt (Mollison 1928, Abb. 2), und die an beiden Seiten längs verlaufende Furche ist nicht entsprechend ausgebildet. Allerdings zeigt er Ähnlichkeit mit dem Os penis von Höhlenbären, wie sie von Rabeder (1991: 49) fotografisch abgebildet werden. Die acht untersuchten Knochen von der Grotte Scladina (Sclayn) zeigten eine recht heterogene Morphologie, und alle Merkmale des Oberkassel-Stückes (asymmetrische Ausprägung der lateralen Furche, dreieckiger Querschnitt) fanden zumindest bei einigen der belgischen Funde eine Entsprechung. Der Oberkassel-Knochen war allerdings kleiner als alle Vergleichsstücke (die selbst eine große Variation aufwiesen), wird aber als von einem Jungtier stammend interpretiert (Mollison 1928). Eine Artbestimmung anhand des Vergleichs scheint dem Verfasser letzlich nicht schlüssig.

Auch der Penisknochen ist schwarz-bläulich gefärbt und mutet partiell mineralisiert oder verkohlt an. In der Annahme, es könnte sich bei dem Fund vielleicht um einen gesammelten subfossilen Höhlenbärenknochen handeln, wurde der Penisknochen mit der ^{14}C-Methode datiert; das Ergebnis ist allerdings von den anderen spätpleistozänen Daten für *Homo sapiens* und *Canis lupus* f. familiaris nicht zu unterscheiden (Tabelle 1). Da das Vorhandensein eines Höhlenbären im Spätpleistozän nicht zu erwarten ist, liegt allein aus diesem Grund eine Bestimmung als Braunbär nahe, zumal letztere Art durchaus aus spätpaläolithischem Kontext nachgewiesen ist, z.B. auf eindrucksvolle Weise in der Grotte de Bichon (Morel 1993, 1998).

Weitere Tierarten

Außer den Carnivoren Hund und Bär sind einige wenige Reste verschiedener Pflanzenfresser unter den Oberkassel-Knochen vorhanden (Tabelle 9).

Reh (*Capreolus capreolus*)

Die Morphologie der caudalen Zygapophysis eines Lendenwirbels OB 16 (RLMB D001001, 11) schließt eine Bestimmung als Hund aus. Zudem unterscheidet sich das Stück von den als *Canis lupus* f. familiaris bestimmten Wirbelfragmenten dadurch, dass seine Epiphysen verwachsen und keine Hämatitspuren vorhanden sind. Die deutlichste Übereinstimmung

Tabelle 9: Reste von *Capreolus capreolus* (?), *Cervus elaphus* und einer Bovinenart von Bonn-Oberkassel.

Laufende Inventarnummer des RLMB (ggf. auch ursprüngliche Inventarnummer)	Geol.-Pal. Institut (OB)	Beschreibung	Anhaftendes Material
RLMB D001001, 11	16	Lendenwirbel (*Capreolus capreolus* ?)	Sand und Tuff
RLMB D001001, 03 (D 1000c)		Unterkieferzahn: *Incisivus* 2 dext. (*Cervus elaphus*)	Sand und Hämatit
RLMB D001001, 10	72	Metatarsus (*Cervus elaphus*)	Ohne Sediment und Hämatit
	71	Metatarsus (*Cervus elaphus*)	Ohne Sediment und Hämatit
RLMB D001001, 04 (D 1000d)		Unterkieferzahn: *Incisivus* 3 dext. (Bovinenart)	Sand und Hämatit
RLMB D001001, 13	20	Tibia (Bovinenart)	Sand und Tuff

Tabelle 10: Nicht näher bestimmbare Knochenfragmente von Bonn-Oberkassel.

Laufende Inventarnummer des RLMB (ggf. auch ursprüngliche Inventarnummer)	Geol.-Pal. Institut (OB)	Beschreibung	Anhaftendes Material
RLMB D001001, 02 (D 1001b)		Schaftfragment	Mineralisiert?, Karbonat?
RLMB D001001, 18		Schädelfragment (?)	
RLMB D001001, 01 (D 1000a)		Schädelfragment (?)	Sand, Tuff, Hämatit
RLMB D001001, 15	30	Schädelfragment	Sand, Tuff, Hämatit
RLMB D001001, 10	28, 42, 46	Schädelfragmente	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 10	29	Schädelfragment	Sand, Tuff
RLMB D001001, 10	35, 39	Schädelfragmente	Sand
RLMB D001001, 21	49	Fragment eines spongiosen Knochens	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 21	52	Unterkiefer von *Canis familiaris*?	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 21	60	Unterkiefer von *Canis familiaris*?	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 10	34	Fragment eines Brustwirbels	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 10	26	Fragment eines Brustwirbels	Sand, Tuff
RLMB D001001, 10	5	Fragment eines Lendenwirbels	Sand, Tuff
RLMB D001001, 10	22, 24, 25, 27	Wirbelfragmente	Sand, Tuff
RLMB D001001, 10	33	Wirbelfragment	Sand
RLMB D001001, 10	64	Wirbelfragment	Sand
RLMB D001001, 10	56	Fragment eines Lendenwirbels?	Sand
RLMB D001001, 21		Zwei Fragmente eines spongiosen Knochens	Sand, Tuff
RLMB D001001, 10	38	Fragment (Wirbel?)	Sand, Tuff
RLMB D001001, 21	63	Fragment eines spongiosen Knochens	Sand, Tuff
RLMB D001001, 10	32, 36	Fragmente (Wirbel?)	Sand
RLMB D001001, 21	68	Kleines Fragment spongiosen Knochens mit Artikulationsfläche (Wirbel?)	Sand
RLMB D001001, 21	51	Fragment eines spongiosen Knochens (Wirbel?)	Sand
RLMB D001001, 10	7, 8	Rippenfragmente	Sand
RLMB D001001, 10	37	Rippenfragment	Sand, Tuff
RLMB D001001, 10	40, 44	Rippenfragmente	Sand
RLMB D001001, 10	10	Unbestimmbares Fragment	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 21	53, 54	Unbestimmbare zusammengepaßte Fragmente	Sand, Tuff, Hämatit
RLMB D001001, 21	58	Fragment eines spongiosen Knochens	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 21	57	Fragment eines spongiosen Knochens	Sand
RLMB D001001, 21	66	Fragment eines spongiosen Knochens	Sand, Tuff, Hämatit
RLMB D001001, 21	47	Knochenfragment (Becken?)	Sand
RLMB D001001, 10	9, 18	Unbestimmbare Fragmente	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 10	17	Unbestimmbares Fragment	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 10	41	Unbestimmbares Fragment	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 21	62	Unbestimmbares Fragment	Sand, Hämatit
RLMB D001001, 10	43	Unbestimmbares Fragment	Sand, Tuff
RLMB D001001, 21	65	Fragment eines spongiosen Knochens	Sand, Tuff
RLMB D001001, 21	50, 55, 61	Fragment eines spongiosen Knochens	Sand

besteht mit Wirbelknochen kleiner Cerviden; bei einem Vergleich mit Ovicapriden waren die Unterschiede viel größer. Der Oberkassel-Fund ist nur etwas größer als rezente Rehe (*Capreolus capreolus*), aber deutlich kleiner als ein Damhirsch (*Dama dama*). Eine Bestimmung als Reh überraschte, da anderes, diesem Tier zugewiesenes Material durch die vorliegende Arbeit doch dem Hund zugeordnet werden konnte. Es kann nicht ausgeschlossen werden, dass der Wirbelknochen tatsächlich bei der Erstbearbeitung richtig identifiziert wurde und sich bei den „*mehrere Knochenreste von Capreolus caprea, dem Reh*" befand (Verworn et al. 1919). Wiederum mag sich diese Beschreibung lediglich auf die nun dem Hund zugeordnete Speiche RLMB D001001, 09 (noch mit Original-Zettel vom 27.2.1914 „*Cervus capreolus L. ulna*"!?) bzw. weiteres, inzwischen verlorenes Material (rezente Bruchstellen an Speiche und Elle) beschränken. Im letzteren Fall wäre der Wirbelknochen vielleicht dem „*Wolf*" zugeordnet worden.

Rothirsch (*Cervus elaphus*)

Ein Schneidezahn vom Rothirsch D 1000c (RLMB D001000, 03) ist als rechter Incisivus 2 bestimmt worden (Nobis 1986). Trotz gründlicher Reinigung weist das Stück noch Hämatitspuren auf. Der Zahn hat eine gräuliche Farbe und scheint teilweise „mineralisiert" zu sein, ein Merkmal, das der Zahn mit weiteren Knochen (D001000, 01) und Zähnen (D001001, 02; D001001, 12) vom Bären und einem Bovinen (D 1000d / RLMB D001000, 04) sowie einem unbestimmbaren Schaftfragment (D001000, 02) teilt. Die Zugehörigkeit des Zahns zum Grab ist ohne Zweifel, da festgehalten wird, dass er in einem Menschenwirbeln anhaftenden Sediment gefunden wurde. Die Zahnwurzel ist absichtlich entfernt worden, wie dies für die Herstellung von Schmuckelementen aus Wiederkäuer-Schneidezähnen typisch ist (Poplin 1983) und das Stück wurde mit Exemplaren (allerdings vom Rentier) der Magdalénien-Fundstellen Gönnersdorf und Andernach verglichen (Wüller 1999). Dem Oberkassel-Fund kommt keine Bedeutung für die chronologische Stellung des Fundplatzes zu, da das Verfahren vom Jungpaläolithikum bis hin zum Mesolithikum (z.B. Vedbaek in Dänemark: Albrethsen & Brinch Petersen 1977) bekannt ist.

Zwei Schaftfragmente OB 72 (RLMB D001001, 10) und OB 71 mit kaum zu erkennender Furche (Sulcus) können nur als Metatarsus eines großen Cerviden (wohl *Cervus elaphus*) bestimmt werden. Rezente Beschädigungen lassen die beiden Stücke nicht mehr zusammensetzen, doch gehören sie sicherlich zu demselben Knochen. Die Erstveröffentlichung (Verworn et al. 1919) erwähnt, dass Reste vom Rothirsch bereits früher aus den die Rhein-Mittelterrasse überlagernden pleistozänen Lößablagerungen in der näheren Umgebung geborgen worden waren. Dies und die Tatsache, dass die Knochen in der Monographie zu Oberkassel nicht erscheinen, könnte heißen, dass sie erst später zum Fundkomplex zugeordnet wurden.

Unbestimmte Bovinenart

Ein in drei Teile gebrochener und relativ schlecht erhaltener Schneidezahn D 1000d (RLMB D001000, 04) kann entweder *Bos* oder *Bison* zugeordnet werden. Das Stück wurde ursprünglich als *Bison priscus* bestimmt (Verworn et al. 1919), von Nobis (1986) allerdings als Incisivus 3 von *Bos primigenius* beschrieben. Der Verfasser belässt die Bestimmung des Stückes bei *Bos / Bison*. Auch dieser Fund wurde bei den Menschenskeletten gefunden und kann vermutlich ähnlich dem Hirschzahn interpretiert werden, auch wenn der Bovinenzahn keinerlei Modifikationen zeigt. Der Zahn scheint teilweise „mineralisiert" (oder verkohlt?) zu sein und weist eine gräuliche Farbe auf.

Der Bovinenart zuzuordnen ist ebenfalls ein Fragment der distalen Tibia OB 20 (RLMB D001001, 13), das mit einem handgeschriebenen Zettel „*Tibia distal lat. Bison / Bos*" aufbewahrt und von Nobis (1986) als *Bos primigenius* oder *Bison bonasus* beschrieben wird. Der Fund lässt sich nicht sinnvoll vermessen, ist aber erkennbar graziler als die frühholozäne Tibia eines männlichen Auerochsen vom Fundplatz Bedburg-Königshoven (Street 1993). Die spätpleistozänen Bovinen einer Region sind normalerweise größer als die entsprechenden pleistozänen Individuen, was vielleicht für eine Bestimmung des vorliegenden Fundes – mit Vorbehalt – als weiblich spricht. Auch dieser Fund wird in der Fundplatz-Monographie von 1919 nicht erwähnt, und ein Zusammenhang mit der Bestattung ist deshalb nicht sicher.

Nicht näher bestimmbare Knochen

D 1000b (RLMB D001000, 02) ist das unbestimmbare Schaftfragment eines Gliedmaßenknochens. Der noch vorhandene Original-Fundzettel trägt lediglich die Beschriftung „*Kleiner Knochen*“, während ein nachträglich dazugekommer Zettel den Fund als „*Knochen eines Boviden?*“ beschreibt. Wie bei anderen, bereits beschriebenen Funden der Fall, ist der Knochen schwarz verfärbt und wirkt mineralisiert. Teile des Knochens sind auch von einer hellen karbonatischen (?) Ablagerung bedeckt, die bei keinem anderen Fund des Inventars eine Entsprechung findet. Vielleicht entstammt der Fund einem ursprünglich anderen Kontext (ähnliche Erhaltung weisen z.B. Knochen aus Höhlenablagerungen auf) und stellt eher ein gesammeltes, bereits subfossiles Mitbringsel als den Rest eines erlegten Tieres dar. Der Verfasser hegt den Verdacht, es könne sich hier um einen Bärenknochen handeln, doch auch der Vergleich mit ähnlich erhaltenem Material von Sclayn brachte keine nähere taxonomische Bestimmung des Stückes.

Der Original-Fundzettel mit RLMB D001001, 18 beschreibt das Stück als einen „*Tierknochen mit Rötel*“. In seiner Farbe und allgemeinen Erhaltung zeigt der Fund auffallende Ähnlichkeit mit den Menschenresten von Oberkassel und unterscheidet sich darin von den Tierknochen. Womöglich ist das Stück tatsächlich ein Fragment der Maxilla oder von einem anderen Teil eines der beiden Menschenschädel.

Schädel

Elf Knochenfragmente stellen sichere oder wahrscheinliche Schädelteile dar. Acht davon weisen Hämatitspuren auf und sind wahrscheinlich dem Grab zuzuordnen. Zwei Fragmente stammen wohl von einem Unterkiefer und sind vermutlich weitere Teile des Hundes.

Ein Knochenbruchstück D 1001a (RLMB D001001, 01) scheint dem Schädel zuzugehören und zeigt wahrscheinlich einen fragmentarischen Alveolus. Trotzdem konnte das Stück nicht zweifelsfrei mit dem rezenten Schädel oder mit dem des präborealen Hundes von Bedburg (Street 1989) gleichgesetzt werden. Das Schädelfragment OB 30 (RLMB D001001, 15) zeigt Ähnlichkeit mit dem rechten Os frontalis vom Hund in Höhe der Augenhöhle, wobei die kaudale Partie dann auffällige Unterschiede aufweist. Somit ist eine Bestimmung nicht gesichert.

OB 29 (ebenfalls RLMB D001001, 10) ist das Fragment einer Schädelbasis. Der Fund OB 49 (RLMB D001001, 21) ist ein spongioses Knochenfragment und evtl. auch dem Schädel zuzuordnen. Zudem sind die unbestimmbaren Schädelfragmente OB 28, OB 35, OB 39, OB 42 und OB 46 unter der Sammelnummer RLMB D001001, 10 zusammengefasst.

Die Funde OB 52 und OB 60 (auch RLMB D001001, 21), ursprünglich mit einem Fundzettel „*Oberkassel XI*“, sind beide dünnwandige Knochenfragmente. Kleine Noppen an der inneren Oberfläche des ersten Fundes sind typisch für das Markkanal-Innere der Mandibula. Das zweite Stück ist ähnlich, allerdings ohne Protuberanzen. Beide Funde kommen vermutlich vom Unterkiefer des Hundes.

Wirbel

18 Fragmente, zum Teil von spongiosen Knochen, können als sichere oder wahrscheinliche Wirbelfragmente bestimmt werden. Drei davon zeigen Hämatitspuren.

Zusammen mit dem ursprünglichen Zettel „*Oberkassel VIII*“ lag OB 34 (RLMB D001001, 10), der dorsale Fortsatz eines Brustwirbels. Der Zustand der Knochensubstanz deutet auf ein junges Tier hin, was zusammen mit schwachen Hämatitspuren für eine Zuweisung zu dem Hund sprechen könnte. Auch OB 26 (RLMB D001001, 10) lässt sich als Brustwirbelfragment bestimmen.

OB 5 (RLMB D001001, 10) lag zusammen mit einem Zettel „*Oberkassel I*“ und stellt den Corpus eines hinteren (Lenden-?) Wirbels dar. Die kranialen und kaudalen Epiphysen sind bereits verwachsen, und der Fund zeigt keine Verfärbung durch Hämatit, was vielleicht gegen eine Zuordnung zum Hund spricht. Der Wirbel könnte vielleicht dem durch einen weiteren Lendenwirbel nachgewiesenen Reh zugehören.

OB 22, OB 24, OB 25, OB 27, OB 33 (RLMB D001001, 10) sind nicht näher zu bestimmende Wirbelfragmente, während die Fragmente OB 32, OB 36, OB 38 (RLMB D001001, 10) sowie die spongiosen Teile OB 51, OB 63, OB 64 (RLMB D001001, 21) lediglich als mögliche Bruchstücke von Wirbeln zu deuten sind.

OB 56 und OB 68 sowie zwei unbeschriftete Stücke (zusammen mit dem ursprünglichen Zettel „*Oberkassel XI*“, alle auch RLMB D001001, 21) sind wahrscheinlich auch Wirbelknochen. Von den vier Funden hat OB 56 Ähnlichkeit mit dem Lateralfortsatz eines Lendenwirbels, während OB 68 eine Artikulationsfacette aufweist.

Rippen
Fünf Rippenfragmente OB 7, OB 8, OB 37, OB 40 sowie OB 44 (alle RLMB D001001, 10) konnten nicht näher bestimmt werden. Davon scheinen die beiden ersten Funde etwas zu robust für den Hund zu sein. Keines der Stücke trägt Hämatitspuren.

Verschiedenes
17 Fragmente konnten nicht mit Sicherheit näher bestimmt werden. An 10 Fragmenten konnten Hämatitspuren beobachtet werden.

OB 10 (RLMB D001001, 10) sowie zwei zusammengesetzte Stücke OB 53 und OB 54 (RLMB D001001, 21 und mit einem Zettel „*Oberkassel XI*“) haben eine wenig dichte Knochenstruktur und sind stark verwittert. Die beiden letzten Funde bilden zusammen ein spitz zulaufendes Röhrenfragment, dessen Inneres mit spongiosem Material ausgefüllt ist. Womöglich (und in Anbetracht der anderen vorliegenden Skelettteile) stellen alle drei Funde distal gelegene Teile der Ulna von *Canis lupus* f. familiaris dar. Die gleichen Überlegungen treffen auf die mit dem Zettel „*Oberkassel XI*“ gelagerten Teile eines zylindrischen Knochens OB 57, OB 58 und OB 66 (RLMB D001001, 21) zu.

OB 47 (RLMB D001001, 21), ebenfalls mit dem Zettel „*Oberkassel XI*“ gefunden, ist vielleicht Teil eines Beckenknochens, da ein dem Acetabulum dieses Knochens ähnliches Merkmal gerade zu erkennen ist. Falls diese Bestimmung zutrifft, liegt ein Fragment des linken Pubisknochens vor, und zwar von einem Tier, das deutlich größer war als ein rezenter Fuchs (Hund?). Der fragmentarische Zustand des Fundes lässt aber nicht ausschließen, dass weitere Skelettteile (Schädel, Wirbel?) in Frage kommen.

OB 17 (RLMB D001001, 10) hat eine sehr dichte und kompakte Oberfläche. Die Innenfläche zeigt eine Verstrebung, wie sie bei Vogelknochen typisch ist, zudem ist eine mögliche Einbissspur zu erkennen.

OB 9, OB 18, OB 41 sowie OB 43 (RLMB D001001, 10) sind unbestimmbare Bruchstücke, wobei die beiden ersten Funde stark verwittert sind, was möglicherweise auf die geringe Knochendichte eines Jungtiers zurückzuführen ist. Zuletzt liegen fünf ebenfalls unbestimmbare Funde OB 62, OB 50, OB 55, OB 61, OB 65 (RLMB D001001, 21) vor; die vier letzteren können immerhin als Knochenspongiosa identifiziert werden.

Diskussion

Die jüngste Durchsicht und Revision der Tierknochen vom spätglazialen Fundplatz Bonn-Oberkassel hat verschiedene Konsequenzen für die Interpretation der Fundstelle. Eine Anzahl von Zahn- und Knochenresten werden vom Verfasser, wie bereits von einigen früheren Bearbeitern, eher als Grabbeigaben (im weitesten Sinne) und nicht als Belege für eine zeitgleiche Jagdbeute interpretiert. Dazu gehören Knochen und Zähne des Bären, ein unbestimmtes (fossiles?) Knochenfragment sowie Zähne vom Rothirsch und einer Bovinenart (*Bos / Bison*), die durchaus an die Seite der beiden formell bearbeiteten Knochenfunde (Mollison 1928) zu stellen sind.

Die Oberflächen des Unterkiefermolars vom Bären sowie eines ähnlich schwarzgefärbten, unbestimmbaren Knochenfragments sind übersät mit feinen (alten) Schrammen und Kratzern, während die Kanten des letzteren Fundes auch Abrundung und leichten Glanz aufweisen. Vielleicht gehen diese Merkmale auf Bewegung im Sediment nach der Einbettung der Stücke zurück. Eine andere Hypothese wäre, dass sie von einer Abrasion des Stückes durch Anfassen oder Berühren über einen längeren Zeitraum hinweg herrühren. Schließlich könnten sie von einer früheren Phase der Einbettung im Sediment stammen, falls diese Funde tatsächlich aufgelesene und nicht erbeutete Objekte darstellen. Man denke an den Befund von drei in unmittelbarer Nachbarschaft geborgenen fossilen Knochen am Fundplatz Gönnersdorf (Bosinski 1981), die als Inhalt eines Behältnisses (z.B. eines „Medizinbeutels“) gedeutet werden. Es ist nicht undenkbar, dass Backenzahn und Knochen sowie andere Funde (Os penis und Schneidezahn vom Bären, Schneidezähne von Hirsch und Bovinen) wegen ihrer Wertstellung ins Grab gelangten und bereits eine längere Geschichte als mitgeführte Objekte hatten.

Die Streichung des Luchses aus der Faunenliste könnte ein Überdenken der Umweltsituation zur Zeit der Ablagerung der Funde nötig machen, zumal die genaue Interpretation auch anderer, z.T. „gemäßigterer“ Faunenelemente (*Capreolus capreolus, Cervus elaphus, Bos / Bison*) nicht unproblematisch erscheint. Es bleibt jeweils nur ein Knochenelement dieser drei Tierarten übrig, sieht man von zwei vermutlich als Grabfund zu deutenden Zähnen ab. Keines der drei postkranialen Stücke weist Hämatitspuren auf, und es gibt sogar Hinweise, zumindest für den Rothirsch (Verworn et al. 1919), dass eine andere Herkunft in Frage kommen könnte. Somit wäre eine „ökologische“ Argumentation für die interstadiale Stellung der Fundstelle nicht mehr haltbar. Vor diesem Hintergrund wirkt es dann doch beinahe paradox, dass die inzwischen erfolgte radiometrische Datierung die Fundstelle tatsächlich an den Beginn des spätpleistozänen Interstadials stellt.

Bei ihrer jüngst veröffentlichten Analyse des Grabes von Oberkassel (Wüller 1999) hält die Autorin an einer typologischen Datierung des Fundplatzes in das Mittlere Magdalénien fest. Dieser Zeitansatz wird von Bosinski, der die Cervidendarstellung von Oberkassel mehrmals mit den contours découpés des Magdalénien IV gleichgesetzt hat (Bosinski 1982; 1987), ebenfalls weiterhin befürwortet (Bosinski 1997). Der Verfasser kann diese Ansicht nicht teilen und hat bereits an anderer Stelle für die Richtigkeit einer jüngeren Altersstellung plädiert, sowohl anhand der sieben ^{14}C-AMS Daten als auch aufgrund einer möglichen alternativen Ansprache des formenkundlich ausschlaggebenden Kunstobjekts (Baales & Street 1998).

Die Analyse zeigt, dass mehr Skelettteile des Hundes als bisher angenommen vorhanden sind, und zwar ausschließlich Teile des vorderen Körpers – Schädel und Zähne, Vorderbeine, bzw. des Rumpfskeletts – Wirbelsäule und Rippen (Abb. 7). Da unwahrscheinlich ist, dass nur die vordere Hälfte eines Hundes in das Grab von Oberkassel gelangte, sind die fehlenden Körperteile vielmehr den Bergungsmethoden zum Opfer gefallen. Vielleicht lag der Körper des Hundes so ausgerichtet, dass die Hinterteile bereits vor der Erkennung und Bergung der Meschenskelette zerstört worden waren. Die verstärkte Beweisführung für die Bestattung eines kompletten Hundes im Grab von Oberkassel unterstützt Überlegungen zur Bedeutung des ersten Haustieres für die damaligen Menschen. Einen zeitlich naheliegenden Vergleich liefert das Grab von Ain Mallaha in Palästina (Davis & Valla 1978). Deutlich jünger, aber von Relevanz als überzeugende Belege für die Bedeutung des Hundes für die Jägervölker Europas sind die Hunde-Bestattungen von Skateholm in Südschweden (Larsson 1989, 1990, 1994).

Die Frage nach dem Zeitpunkt und den Umständen der Domestikation des Wolfs, d.h. die Ursprünge des Hundes, wurde mehrmals und von verschiedenen Autoren (nicht zuletzt Nobis 1996) angesprochen und muss an dieser Stelle nicht wieder

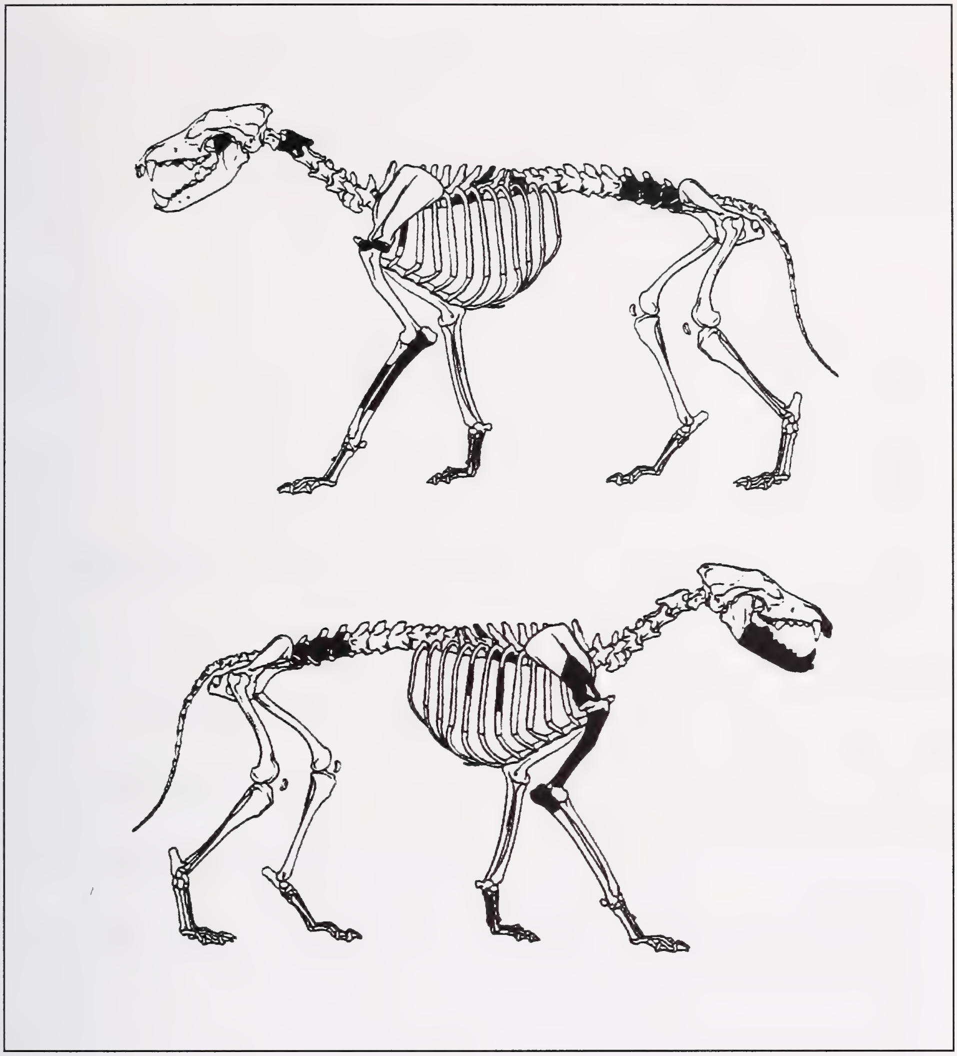


Abb. 7: Zusammenfassende Darstellung der als Hund identifizierten Skelettteile von Bonn-Oberkassel.

behandelt werden. Es kann allerdings hier festgehalten werden, dass der Hund von Bonn-Oberkassel auch bei einer Revision des Alters auf etwa 12.000 BP ^{14}C (kalibriert ~ 12.000 v. Chr.) als der älteste, taxonomisch klar determinierte und speziell direkt datierte Vertreter seiner Art bleibt (gegenüber Schmitz & Thissen 1997: 202). Er fügt sich allerdings jetzt in einen Kontext weiterer Hundebelege aus dem gleichen Zeitraum, so z.B. aus dem Spätglazial im Raum Göttingen (Staesche 1994), Ostfrankreich (Chaix 1995) oder dem nahen Osten (Tchernov & Valla 1997).

Danksagung

Für ihre Bereitschaft zur Absolutdatierung der Fundstelle Bonn-Oberkassel bedankt sich der Verfasser bei Kollegen der Oxford Radiocarbon Accelerator Unit (Dr. R. A. Housley) und des Kieler Beschleuniger-Laboratoriums (Dr. D. Heinrich) sowie bei Dr. N. Benecke (Deutsches Archäologisches Institut, Berlin) und Dr. H.-E. Joachim (Rheinisches Landesmuseum Bonn). Für Hilfe bei der Übersetzung von Teilen des ursprünglich in englischer Sprache verfassten Manuskriptes bzw. bei der Durchsicht und Korrektur des fertigen Textes gilt mein Dank Dr. Birgit Wüller, Dr. Stefan Wenzel, und Frau Hella von Issendorff.

Literatur

Albrethsen, S. E. & Brinch Petersen, E. (1977): Excavation of a Mesolithic cemetery at Vedbaek, Denmark. – Acta Archaeol. 47 (1976): 1–28.

Baales, M. & Street, M. (1996): Hunter-gatherer behaviour in a changing late glacial landscape: Allerod archaeology in the Central Rhineland, Germany. – J. Anthropol. Res. 52: 281–316.

Baales, M. & Street, M. (1998): Late Palaeolithic Backed-Point assemblages in the northern Rhineland: current research and changing views. – Notae Praehistoricae 18: 77–92.

Bishop, M. (1982): The mammal fauna of the early Middle Pleistocene cavern infill site of Westbury-sub-Mendip, Somerset. – Spec. Pap. Palaeontol. 28. London.

Boessneck, J. & von den Driesch, A. (1973): Die jungpleistozänen Tierknochenfunde aus der Brillenhöhle. – In: G. Riek, Das Paläolithikum der Brillenhöhle bei Blaubeuren (Schwäbische Alb). Forschungen und Berichte zur Vor- und Frühgeschichte in Baden-Württemberg 4/II. Stuttgart.

Bosinski, G. (1981): Gönnersdorf. Eiszeitjäger am Mittelrhein. – Führer zur Sonderausstellung des Landesmuseums Koblenz 1981. Schriftenreihe der Bezirksregierung Koblenz, Band 2.

Bosinski, G. (1982): Die Kunst der Eiszeit in Deutschland und in der Schweiz. – Kataloge vor- und frühgeschichtlicher Altertümer 20. Mainz & Bonn.

Bosinski, G. (1987): Die große Zeit der Eiszeitjäger. Europa zwischen 40 000 und 10 000 v. Chr. – Jahrbuch des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz 34, 3–139.

Bosinski, G. (1997): Das Paläolithikum. – In: G. Bosinski. & J. Richter. Paläolithikum und Mesolithikum. Geschichtlicher Atlas der Rheinlande, Beiheft II/1. Köln: 4–33.

Breuil, H. & Kühn, H. (1927): Die Magdalénien-Skulptur von Oberkassel. – IPEK: 193–194.

Chaix, L. (1995): Le chien épipaléolithique de Saint-Thibaud-de-Couz (Savoie). – In: P. Bintz & J.-P. Jospin (eds.). Premiers Alpins: Des derniers chasseurs de la préhistoire aux premiers paysans. Grenoble, 128.

Cziesla, E. (1992): Jäger und Sammler. Die mittlere Steinzeit im Landkreis Pirmasens. – Brühl.

Davis, S. J. M. & Valla, F. R. (1978): Evidence for domestication of the dog 12,000 years ago in the Natufian of Israel. – Nature 276: 608–610.

Henke, W. (1984): Vergleichend-morphologische Kennzeichnung der Jungpaläolithiker von Oberkassel bei Bonn. – Z. Morph. Anthr. 75(1): 27–44.

Henke, W. (1986): Die magdalénienzeitlichen Menschenfunde von Oberkassel bei Bonn. – Bonner Jahrbücher 186: 317–366.

Housley, R. A., Gamble, C. S., Street, M. & Pettitt, P. (1997): Radiocarbon evidence for the Late glacial human recolonisation of Northern Europe. – Proceedings of the Prehistoric Society 63: 25–54.

Larsson, L. (1989): Big dog and poor man. Mortuary practises in Mesolithic societies in southern Sweden. – In: T. B. Larsson & H. Lundmark (eds.). Approaches to Swedish Prehistory. A spectrum of problems and perspectives in contemporary research. BAR (IS) 500: 211–223.

Larsson, L. (1990): Dogs in fraction – symbols in action. – In: P. M. Vermeersch & P. van Peer (eds.). Contributions to the Mesolithic in Europe. 5. Intern. Kongr. Leuven, Sept. 1990. Studia Praehistorica Belgica 5: 153–160.

Larsson, L. (1994): Pratiques mortuaires et sépultures de chiens dans les sociétés mésolithiques de Scandinavie méridionale. – Anthropologie 98(4): 562–575.

Mollison, T. (1928): Die Deutung zweier Fundstücke von Oberkassel. – Anthropologischer Anzeiger 5: 156–160.

Morel, P. (1993): Une chasse à l'ours brun il y a 12.000 ans: nouvelle découverte à la grotte du Bichon (La Chaux-de-Fonds). – Archäologie der Schweiz 16(3): 110–117.

Morel, P. (1998): La grotte du Bichon (La Chaux-de-Fonds, canton de Neuchâtel, Suisse): un site archéologique singulier, ou l'histoire d'une chasse à l'ours brun il y a 12 000 ans dans le Jura suisse. – In: C. Cupillard et al. (ed.). Les derniers chasseurs-cueilleurs. Ausstellungskatalog Besanþon. Lons-le-Saunier: 88–93.

Musil, R. (1964): Die Braunbären aus dem Ende des letzten Glazials. – Acta Musei Moraviae 49: 83–102.

Nobis, G. (1979): Der älteste Haushund lebte vor 14 000 Jahren. – Umschau in Wissenschaft und Technik 79(19): 610.

Nobis, G. (1981): Aus Bonn: Das älteste Haustier des Menschen. Unterkiefer eines Hundes aus dem Magdaleniengrab von Bonn-Oberkassel. – Das Rheinische Landesmuseum Bonn: 49–50.

Nobis, G. (1986): Die Wildsäugetiere in der Umwelt des Menschen von Oberkassel bei Bonn und das Domestikationsproblem von Wölfen im Jungpaläolithikum. – Bonner Jb. 186: 368–376.

Nobis, G. (1996): Vom Wolf zum Schoßhund – Zur Entstehungsgeschichte unserer Haustiere. – Tier und Museum 5: 35–47.

Otte, M., ed. (1992): Recherches aux grottes de Sclayn. Volume 1: le contexte. – ERAUL 27. Liège.

Poplin, F. (1983): Incisives de renne sciées du Magdalénien d'Europe occidentale. – In: F. Poplin (ed.). L'homme et la faune préhistorique. Dix études en hommage à Jean Bouchud. Mém. Soc. Préhist. Franc. 16. Paris: 55–67.

Rabeder, G. (1991): Die Höhlenbären der Conturines. – Bozen.

Schmitz, R.-W. & Thissen, J. (1995a): Nachuntersuchungen im Bereich des Magdalénien-Fundplatzes Bonn-Oberkassel. – Archäologie in Deutschland 1995 (1): 47.

Schmitz, R.-W. & Thissen, J. (1995b): Bonn-Oberkassel – ein neues Lößprofil für die Paläolith-Forschung. – In: Lößkolloquium des Rheinischen Amtes für Bodendenkmalpflege. Kolloquium Titz-Höllen 1995.

Schmitz, R.-W. & Thissen, J. (1997): Aktuelle Untersuchungen zum endpleistozänen/frühholozänen Fundplatz Bonn-Oberkassel. Ein Vorbericht. – Archäol. Inf. 19: 197–203.

Schmitz, R.-W., Thissen, J. & Wüller, B. (1994): Vor 80 Jahren entdeckt. Neue Untersuchungen zu Funden, Befunden, Geologie und Topographie des Magdalénien-Fundplatzes von Bonn-Oberkassel. – Das Rheinische Landesmuseum Bonn, Berichte aus der Arbeit des Museums 4/94: 85–91.

Staesche, U. (1994): Die Tierreste aus den Buntsandsteinabris im Leinebergland bei Göttingen. – In: K. Grote. Die Abris im südlichen Leinebergland bei Göttingen. Archäologische Befunde zum Leben unter Felsschutzdächern in urgeschichtlicher Zeit. Veröffentlichungen der urgeschichtlichen Sammlungen des Landesmuseums Hannover 43, Vol. 2. Oldenburg: 101–126.

Street, M. (1989): Ein frühmesolithischer Hund und Hundeverbiss an Knochen vom Fundplatz Bedburg-Königshoven, Niederrhein. – Archäol. Inf. 12: 203–215.

Street, M. (1995): Bonn-Oberkassel. – In: G. Bosinski, M. Street & M. Baales (eds.). The Palaeolithic and Mesolithic of the Rhineland. Quaternary Field Trips in Central Europe 15, Vol. 2 (W. Schirmer [ed.]). 14. INQUA-Congress Berlin. Munich: 940–941.

Street, M. & Baales, M. (1997): Les groupes à Federmesser de l'Alleroed en Rhénanie centrale (Allemagne). – Bull. Soc. Prehist. Franc. 94: 373–386. (Actes du Colloque „L'Azilien et les cultures septentrionales", Nemours 1996).

Street, M. & Wüller, B. (1998): Comments on the dating of Bonn-Oberkassel. – In R. E. M. Hedges, P. B. Pettitt, C. Bronk Ramsey & G. J. van Klinken (eds.). Radiocarbon dates from the Oxford AMS system. Archaeometry Datelist 25, Archaeometry 40: 229–231.

Szombathy, J. (1920): Die jungdiluvialen Skelette von Obercassel bei Bonn. – Mitt. anthrop. Ges. Wien 50: 60–65.

Tchernov, E. & Valla, F. R. (1997): Two new dogs, and other Natufian dogs, from the southern Levant. – J. Archaeol. Sci. 24: 65–95.

Verworn, M., Bonnet, R. & Steinmann, G. (1914): Diluviale Menschenfunde in Obercassel bei Bonn. – Die Naturwissenschaften 27: 645–650.

Verworn, M., Bonnet, R. & Steinmann, G. (1919): Der diluviale Menschenfund von Obercassel bei Bonn. – Wiesbaden.

von den Driesch, A. (1976): A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. – Peabody Museum Bulletins 1. Harvard University.

Wüller, B. (1992): Die chronologische Stellung des contour découpé aus dem Magdalénien-Grab von Oberkassel bei Bonn. – Magisterarbeit, Universität Köln.

Wüller, B. (1999): Die Ganzkörperbestattungen des Magdalénien. – Universitätsforschungen zur prähistorischen Archäologie 57. Bonn.

Dr. Martin Street, Forschungsbereich Altsteinzeit des Römisch-Germanischen Zentralmuseums Mainz, Schloss Monrepos, D-56567 Neuwied, Germany; e-mail: mjs.monrepos@rz-online.de

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 3	S. 291	Bonn, Dezember 2002

Buchbesprechung

Chvála, M., Editor (1997): *Check list of Diptera (Insecta) of the Czech and Slovak Republics*. 132 S. Karolinum, Charles University Press, Prague. ISBN 80-7184-476-4.

7640 Dipteren-Arten, die im Gebiet der ehemaligen Tschechoslowakei zuverlässig nachgewiesen sind, werden in systematischer Reihenfolge aufgelistet. Sie sind 115 Familien zugeordnet, entsprechend dem aktuellen Stand des Systems der Dipteren. Die angenommene Verteilung der Familien auf höhere Einheiten ist übersichtlich auf einer Seite zwischen dem Inhaltsverzeichnis und dem Hauptteil, der eigentlichen Check List, dargestellt. Im Hauptteil sind die Familien in der gleichen Reihenfolge angeordnet und, wo es sinnvoll erschien, in Unterfamilien und Tribus unterteilt. Die Taxa der Gattungsgruppe und die Arten, selten auch Unterarten, sind mit Autor und Jahr zitiert, und für jede Art und Unterart wird angegeben, in welchen der drei traditionell unterschiedenen Teile des Gebiets, Böhmen, Mähren und der Slowakei, sie nachgewiesen wurde. Synonyme sind nur verzeichnet, soweit dies für das richtige Verständnis des gültigen Artnamens für nötig gehalten wurde. Ein Literaturverzeichnis mit 76 Zitaten überwiegend neuerer faunistischer Arbeiten und ein alphabetisches Register mit den Namen der Familien- und der Gattungsgruppe bilden den Abschluß.

Die Check List ist das Gemeinschaftswerk von 43 Autoren, ausgewiesenen Kennern der von ihnen bearbeiteten Familien. Sie soll keinen Katalog ersetzen. Das neueste Katalogwerk für die Paläarktische Region (Catalogue of Palaearctic Diptera, herausgegeben von Á. Soós & L. Papp) erschien in 13 Bänden 1984–1993 und gibt größtenteils den Stand vom Ende des Jahres 1982 wieder. Neuere Änderungen in Taxonomie und Nomenklatur sind in der Check List berücksichtigt. Zur einschlägigen Literatur wird auf die Bibliographie von VaÁhara & Rozkošný 1997 verwiesen (Czech and Slovak dipterological literature 1986–1995. – Folia Fac. Sci. nat. Univ. masaryk. brun., Biol., 96: 1–170), an die das Literaturverzeichnis mit Zitaten aus den Jahren 1996 und 1997 anschließt.

Die vorliegende Check List bietet eine übersichtliche Dokumentation der Dipterenfauna eines begrenzten Gebiets in Mitteleuropa. Zusammen mit vergleichbaren Listen anderer Länder, die ebenfalls in den 90er Jahren erschienen sind (Belgien 1991, Italien 1995, Schweiz 1998, Britische Inseln 1998, Deutschland 1999), liefert sie einen Beitrag zur Erfassung der Fauna Europas. Ihre Bedeutung geht aber über das faunistische Interesse hinaus: Da es neuere Bestimmungsliteratur nicht für alle Familien und für die meisten nur aus einzelnen Ländern Europas gibt, können die Dipteren eines Landes, oft nur mit einem Schlüssel aus einem anderen Land bestimmt werden. Für den Bearbeiter einer Ausbeute ist es deshalb wichtig, zu wissen, mit welchen Arten er im Land ihrer Herkunft zu rechnen hat.

In Tschechien und der Slowakei hat die Taxonomie und Faunistik der Dipteren Tradition. In den beiden Ländern leben und arbeiten mehr kompetente Dipterologen als in anderen Ländern vergleichbarer Größe. Eine erste Check List für das Gebiet erschien 1987 (J. Jeñek (Hrsg.): Enumeratio insectorum Bohemoslovakiae, Check list of Czechoslovak insects, II (Diptera). – Acta faun, ent. Mus. nat. Pragae 18: 341 S.). In dieser waren 6498 Arten verzeichnet, von denen einige nur aus der Literatur entnommen waren, inzwischen nicht bestätigt werden konnten und deshalb nicht mehr in die neue Liste übernommen wurden. Der Zuwachs in der Artenzahl ist demnach größer, als der Vergleich der beiden Zahlen vermuten ließe. Sicher ist auch heute noch nicht die ganze Dipterenfauna der beiden Länder bekannt, und die fortgesetzte Sammeltätigkeit wird weitere Neufunde für das Gebiet ergeben und auch unbeschriebene Arten zutage fördern.

H. Ulrich, Bonn

HINWEISE FÜR AUTOREN

Inhalt. – *Bonner zoologische Beiträge* ist eine wissenschaftliche Zeitschrift des Zoologischen Forschungsinstituts und Museums Alexander Koenig, Bonn. In ihr werden Originalarbeiten auf dem Gebiet der systematischen und vergleichenden Zoologie veröffentlicht. Manuskripte, die Ergebnisse aus der Arbeit des Instituts präsentieren oder auf den Sammlungen des Museums basieren, werden vorrangig berücksichtigt, doch sind andere Beiträge ebenso willkommen.

Sprache. – Manuskripte können in deutscher, englischer oder französischer Sprache abgefaßt sein.

Einsendung von Manuskripten. – Manuskripte sind in zweifacher Ausfertigung zu senden an die Schriftleitung, Bonner zoologische Beiträge, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D 53113 Bonn.

Auswahlverfahren. – Manuskripte werden einem Gutachterverfahren unterzogen; die Redaktion behält sich das Recht vor, Gutachten von externen Fachleuten einzuholen.

Textgestaltung. – Manuskripte sollten inhaltlich und formal gründlich durchgearbeitet sein. Für Beschreibungen wird eine kurze und klare Ausdrucksweise empfohlen. Zitierte Literatur wird im Text abgekürzt (Autor, Jahr), die vollständigen Zitate erscheinen im Literaturverzeichnis (siehe unten). Bei Zitaten mit mehr als einem Autor benutze man das Zeichen „&“ an Stelle von „und“. Bei der endgültigen Abfassung des Manuskriptes sollten die Autoren eines der letzten Hefte der *Bonner zoologischen Beiträge* hinzuziehen.

Die Beschreibung neuer Taxa muß den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur folgen. Es wird erwartet, daß die Autoren mit diesen Regeln vertraut sind und sie befolgen. Typusexemplare neu aufgestellter Taxa sollten in einem öffentlichen Museum oder Institut hinterlegt werden.

Der Aufbau des Manuskriptes sollte sich am folgenden Schema orientieren: Titel, Verfasser, Abstract, Key Words, Einleitung, Material und Methoden, Ergebnisse, Diskussion, Danksagung, Zusammenfassung, Literaturverzeichnis, Anschrift des (der) Autors[en], Abbildungslegenden, Tabellen, Abbildungen (jeweils auf der Rückseite mit Nummer und Autorenname[n] versehen). Ein kurzes Abstract in englischer Sprache, maximal 10 Key Words und eine deutsche Zusammenfassung sind obligatorisch.

Manuskripte sind durchgehend weitzeilig mit 3 cm Rand auf weiße DIN-A4-Blätter zu tippen. Computerausdrucke werden nur bei ausreichender Schreibqualität berücksichtigt. Die Seiten sollten am oberen Rand fortlaufend numeriert sein. Nur wissenschaftliche Namen von Gattungen und niedrigeren Kategorien sollen unterstrichen werden, alle anderen Auszeichnungen nimmt die Schriftleitung vor.

Die Schreibweise der Literaturzitate sollte streng dem Stil der Zeitschrift folgen; Abkürzungen für Periodika entnehme man der World List of Scientific Periodicals oder einem entsprechenden Werk. Beispiele für Zitierweise folgen:

Eisentraut, M. (1963): Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. – Parey, Hamburg und Berlin.
Eisentraut, M. & H. Knorr (1957): Les chauve-souris cavernicoles de la Guinée française. – Mammalia 21: 321–335.
Musser, G. G., L. R. Heaney & D. S. Rabor (1985): Philippine rats: a new species of *Crateromys* from Dinagat Island. – Am. Mus. Novit. 2821: 1–25.

Bei der Planung von Abbildungsvorlagen und von Tabellen sollte der zur Verfügung stehende Satzspiegel (126 x 190 mm) berücksichtigt werden. Tabellen sollten auf ein Mindestmaß beschränkt werden, Abbildungen und Tabellen nicht den gleichen Sachverhalt darstellen. Fußnoten sind nach Möglichkeit zu vermeiden.

Korrektur. – Fahnenabzüge des Rohsatzes werden an die Autoren zur Korrektur gesandt.

Sonderdrucke. – Von jedem Beitrag werden 50 Sonderdrucke kostenlos geliefert; weitere können gegen Erstattung der Kosten bezogen werden. Bestellformular und Preisliste liegen der Korrekturfahne bei.

(English version in the next number)

Bonner zoologische Beiträge
Band 50, Heft 3, 2002

INHALT

Editorial
R. Hutterer 107

Auf der Fährte spätglazialer Pferde bei Mertloch (Neuwieder Becken, Mittelrhein, Deutschland)
M. Baales 109

Pferdereste aus einer spätlatènezeitlichen Opfergrube bei Inden, NW-Deutschland
H. Berke 135

Horse, reindeer and bison hunters at Solutré: an archaeozoological analysis of a Magdalenian bone assemblage
E. Turner 143

On the incised cattle scapulae from the East Mediterranean and Near East
D. Reese 183

Archaeozoological evidence for the former presence of spotted-necked otter (*Lutra maculicollis*) in Egypt
W. Van Neer 199

Archäozoologisch-kulturhistorische Auswertung frühgeschichtlicher Krokodilknochen aus Al-Ma'abda (Mittelägypten)
J. Peters & A. von den Driesch 211

Der Vogel gromphena bei Plinius: ein ausgestorbener Kranich auf Sardinien
R. Kinzelbach 221

Animal exploitation in medieval Siraf, Iran, based on the faunal remains from the excavations at the Great Mosque (seasons 1966–1973)
A. von den Driesch & A. Dockner 227

Recent and ancient records of shrews from Syria, with notes on *Crocidura katinka* Bate, 1937 (Mammalia: Soricidae)
R. Hutterer & D. Kock 249

A comparison of animal bones from wrecks of two ships (17th and 18th century) stranded on the North Sea coast of Schleswig-Holstein
D. Heinrich 259

Ein Wiedersehen mit dem Hund von Bonn-Oberkassel
M. Street 269

Buchbesprechung 291

This journal is printed on acid-free paper.

QL
1
B722
NH

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

SMITHSONIAN
MAY 07 2003
LIBRARIES

Band 50, Heft 4, 2002 ISSN 0006-7172

Bonner zoologische Beiträge

Herausgeber und Verlag: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Schriftleitung: Dr. Rainer Hutterer, Dr. Gustav Peters, Dr. Dieter Stüning, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. Erscheinungsweise und Bezug: Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich zum Preis von 11,50 € je Heft bzw. 46,– € je Band einschließlich Versandspesen. Korrespondenz über Abonnements, Kauf oder Tausch bitte richten an die Bibliothek, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn.

Manuskripte und Besprechungsexemplare: Einsendung an die Schriftleitung erbeten. Manuskriptrichtlinien sind am Ende dieses Heftes abgedruckt.

Druck: JF.CARTHAUS, Bonn.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 4	S. 293–304	Bonn, Januar 2003

Revisionary notes on European Phoridae (Diptera)

R. H. L. Disney

Abstract. Eleven new synonyms are proposed in the genus *Megaselia*. A checklist of corrections and additions to the latest Catalogue is provided.

Key words. Diptera, Phoridae, new synonyms, catalogue update.

Introduction

The most recent key to the European genera of Phoridae and guide to the literature required for species identifications is given by Disney (1998b). This needs supplementing by several subsequent works that are cited in context below. The most recent catalogue (Disney 1991a) was already ten years out of date when published, having been in press for that period of time. The most recent checklist of British Diptera (Chandler 1998) updates these publications. The purpose of the present paper is to report newly recognised synonyms and to provide updates to the checklist for the western Palaearctic, mainly European, species.

Methods

Pinned specimens do not allow examination of details that are now known to be critical for the recognition of many species, especially in the giant genus *Megaselia* Rondani. Furthermore the pin has sometimes been found to obscure critical features (for example see under *M. pedatella* below). It has proved necessary to remount many pinned specimens from museums on slides in order to resolve taxonomic problems. The Museum Koenig has been particularly helpful in allowing me to remount many critical specimens. To remount a pinned specimen it is first wetted with 70% alcohol before being placed in a watchglass of water. After an hour or two it can be carefully slid off its micropin or card point. It is then briefly blotted on a piece of tissue before being placed in a vial of Barber's Fluid (a mixture of the following proportions: 330 ml 95% alcohol, 300 ml distilled water, 150 ml ethyl acetate, 120 ml ether, 10–20 drops of glacial acetic acid) for 24 hours. It is then washed for a minute in 70% alcohol before proceeding to slide mounting.

In the present study all specimens have been mounted on slides in Berlese Fluid. This can be purchased from some commercial suppliers. One should specify the formula when ordering from such suppliers, as some unsatisfactory variants have been appearing on the market. I use the following formula, which has been found to be the best, in terms of its clearing properties and durability without discolouration (Disney 1994b):

Best quality gum arabic ("picked lumps")	12 g
Chloral hydrate crystals	20 g
Glacial acetic acid	5 ml
50% w/w glucose syrup	5 ml
Distilled water	30–40 ml

For permanent storage slide mounts in Berlese Fluid are dried on a hotplate and then the coverslips ringed with a modern tough nail varnish. Cheap varnish is apt to flake off in time, so one should use brands that claim to be extra durable (the brand I use contains ethyl acetate, butyl acetate, toluene, nitrocellulose, tosylamide/formaldehyde resin, dibutyl phthalate, camphor, nylon-66 and serica). It is recommended that slide mounts are stored horizontally. The collection should be checked at least once a year for the occasional specimen where inadequate ringing has allowed entry of air beneath a coverslip. Remedial work should prevent the need for the remounting that will be required if such slide mounts are left to deteriorate further.

Notes on western Palaearctic species of *Megaselia* Rondani

The identification of the species of the giant genus *Megaselia* Rondani,1856, has been bedevilled by inadequate descriptions that usually lack figures of critical characters, by poorly constructed keys based on variable characters (such as the costal index), by descriptions based on one sex only, and by the high frequency of misidentifications of museum specimens used as voucher specimens to check identifications. A further complication is that the boundaries of the genus remain uncertain (see Disney 1994b). Existing keys frequently exclude species formerly assigned to other genera but now reassigned to *Megaselia*. Nowhere are these problems more manifest than in the situation for the European species of the genus.

This genus is apparently one of the largest in the Diptera, but most species remain undescribed. Immense confusion prevails at the species recognition level. This is unfortunate, as the genus probably embraces a greater variety of larval lifestyles than any other genus of insects (Disney 1994b). The resolution of the alpha taxonomy is the necessary prerequisite for an understanding of this most extraordinary manifestation of biodiversity. To this end the current priority is to produce a reliable key to the males. The Handbook on the males of the British species (Disney 1989a), being the first such key based on slide mounted specimens, is the point of reference when considering those species not covered by it.

Previous keys were all based on micropinned specimens. My Handbook and subsequent revisionary studies (e.g. Disney 1999) have demonstrated that a high frequency of misidentifications are present among classic collections of pinned Phoridae, with type series frequently being mixtures of two or more species. It is essential, therefore, that holotypes, lectotypes or neotypes are employed as voucher specimens whenever possible.

Megaselia berndseni (Schmitz)

Megaselia undulans Schmitz, 1940a: 55. **Syn. nov.**

Schmitz distinguished *M. undulans* from *M. berndseni* by minor differences in the thin veins of the wing. However, the latter species is widely distributed and variable in size, with consequential small allometric variations in the wing veins. I have remounted a cotype male of *M. undulans* (in the ZFMK) labelled 'Maciera de Cambra, 4. 7. 1938'. It is indistinguishable from *M. berndseni*. I therefore propose the synonymy of *M. undulans* with *M. berndseni*.

Megaselia chorogi Naumov

This species of Naumov (1979) is covered by no key. It runs to couplet 8 in my Handbook (Disney 1989a), by virtue of its distorted proctiger, or to couplet 76. It is immediately recognised by the brown patch at the wing tip, lying between the ends of veins 4 and 5.

Megaselia emarginata (Wood)

Plastophora furcilla Schmitz, 1956a: 43. **Syn. nov.**

I have remounted the unique holotype male of *M. furcilla* (in ZFMK) and report that it proves to be merely a pale (probably still slightly teneral) specimen of *M. emarginata*. I therefore herewith propose the synonymy of *M. furcilla* with Wood's species.

Megaselia infraposita (Wood)

Megaselia similifrons Schmitz, 1934: 31. **Syn. nov.**

Schmitz (1938a) reported *M. similifrons* from Ireland on the basis of a single female. As the females of this group of species are poorly known I therefore deleted this species from the British List (Disney 1989a). I have now remounted a male from the type series (in the ZFMK) labelled 'St Wendel, Saargebiet, 18.vi.1920, 1 male, Duda leg.'. It proves to be *M. infraposita*. Schmitz, however, compared his *M. similifrons* with *M. uliginosa* (Wood) and *M. angustifrons* (Wood), a synonym of *M. minor* (Zetterstedt). I herewith formally propose the synonymy of *M. similifrons* with *M. infraposita*.

Megaselia lactipennis (Lundbeck)

Aphiochaeta tibiella Lundbeck, 1920: 24. **Syn. nov.**

Schmitz (1952) designated the lectotype of *M. lactipennis*, which I subsequently remounted on a slide and compared with a fresh specimen from England; and I then illustrated its hypopygium (Disney 2000b). I have subsequently examined further specimens from Austria and Germany. In the light of the variation within this series I borrowed and remounted the lectotype of *M. tibiella* for comparison. Its hypopygium is indistinguishable from that of *M. lactipennis*. Both lectotypes were collected in the same month at the same locality. Lundbeck (1920) distinguished the two species by noting that the upper supra-antennal bristles were as far apart as the pre-ocellars in *M. tibiella*, in contrast to those of *M. lactipennis*, and by the sudden contraction at the base of the hind tibia in *M. tibiella*. However, in the remounted lectotype of this species the basal sockets of the pre-ocellars are 0.07 mm apart but the upper SA's only 0.04 mm apart. Likewise the hind tibiae of it and those of *M. lactipennis* are indistiguishable. In his subsequent key, Lundbeck (1922) separated the two species on the basis of the costal cilia being 'short' or 'long'. In both the lectotypes the costal cilia of section 3 are 0.07 mm long. I conclude that *M. tibiella* is a synonym of *M. lactipennis*.

Megaselia latifrons (Wood)

Megaselia proprior Colyer, 1956: 97. **Syn. nov.**

Colyer described *M. propior* on the basis of a single male from Yugoslavia. I have remounted this specimen on a slide and find it to be *M. latifrons*, but with a bare mesopleuron. The latter species normally has a few hairs on each mesopleuron, but with the number being different on the two sides. The range is 0–10 hairs, with a mean of 4.2 and mode of 4 (n = 60). Colyer failed to allow for there being 0 hairs in some specimens. I therefore synonymise *M. propior* with *M. latifrons*.

Megaselia longicostalis (Wood)

Megaselia ardua Schmitz, 1940b: 3. **Syn. nov.**

This is a variable and widely distributed species in the western Palaearctic. Its recognition has been clarified recently (Disney, 1999). Since then I have remounted a male paratype of *M. ardua* (in the ZFMK) that was collected in the Azores by Frey. I have also examined a set of slides (in the ZFMK), made by Schmitz, of the parts of two male paratypes from the Azores but collected by Stora. These three paratypes are indistinguishable from *M. longicostalis* and so I herewith propose the synonymy of *M. ardua* with Wood's species.

Megaselia pedatella (Schmitz)

Megaselia rara Colyer, 1962: 266. **Syn. nov.**

I have remounted the holotype male (and only known specimen) of *M. rara*, which had been pinned through both mesopleura. This remount revealed that, contrary to Colyer's perception, the mesopleuron is not bare but has four small hairs on the right mesopleuron and three on the remains of the left side. This error meant that Colyer failed to recognise that his specimen is *M. pedatella*. I therefore synonymise *M. rara* with the latter species. In my key to British species (Disney 1989a) *M. pedatella* will run to couplet 80 lead 1. The hypopygium (Fig. 1) and the costal cilia exceeding 0.1 mm will immediately distinguish it from *M. fenestralis* (Schmitz).

Megaselia striolata Schmitz

Megaselia durskae Disney, 1989c: 250. **Syn. nov.**

This species was named after a dull long streak near the lower edge of the second quarter of the male's hind femur. When I examined the pinned holotype (and its slide-mounted wing, the other wing being missing) and a pinned paratype (in the ZFMK) I was unable to discern this feature. However, a fleeting, unfocussed impression of such a streak was obtained when viewed from some angles in which the out-of-focus other legs were partly blocking one's view. I therefore remounted these two specimens. This showed that the hind femora are normal and lack any distinctive streaks. Furthermore, Schmitz (1940a) referred to the darkened wing membrane as a feature of this species; but his photograph of his slide-mounted wing (Taf. III, fig. 1) belies this description, as does the wing of the remounted paratype. Nevertheless Schmitz's slide-mounted wing of the holotype is indeed darker than his photo of it. It would seem, therefore, that this darker appearance is an artefact induced by the mounting medium employed, and that this change occurred between his photographing of the wing and his preparation of the description of it.

Having thus negated two diagnostic features of this species, I then ran these males through the keys in my Handbook. They run out at couplets 258 or 182. As *M. durskae* also runs to 258 I compared the two holotypes. The only difference is in the wing measurements. Schmitz gave those of *M. striolata* as costal index 0.39 and costal ratios 11½ : 4 : 3 (i.e. 3.83 : 1.33 : 1). My measurements of the same wing are length 1.22 mm, costal index 0.39–0.40, costal ratios 3.62 : 1.06 : 1, and costal cilia 0.07 mm. For the holotype of *M. durskae* they are length 1.04 mm, costal index 0.43, costal ratios 2.79 : 1.21 : 1, and costal cilia 0.07 mm. The only significant difference is in the costal ratios. The ratios for the remounted paratype of *M. striolata* are 4.27 : 1.42 : 1 and for the paratype of *M. durskae* 2.83 : 1.32 : 1. Thus the ratios are evidently variable for both segregates. In proposing the synonymy of *M. durskae* with *M. striolata*, therefore, I merely increase the recorded ranges of these ratios for the one species. The hypopygium is figured by Disney (1989c).

Megaselia sulphuripes (Meigen)

A male specimen in the Schmitz Collection (ZFMK) labelled '*M. tibiella* Godesbg 14.10.49' has been remounted and found to be *M. sulphuripes*. This is probably a case of a label having been attached to the wrong specimen in error.

Megaselia trichorrhoea (Schmitz)

Megaselia smirnovi Naumov, 1979: 418. **Syn. nov.**

I have remounted a male paratype on a slide and find it to be *M. trichorrhoea*. Naumov referred to the key of Zaitsev (1969 [1989]), which was compiled from Schmitz (1938b–1958) and Lundbeck (1922) by collation, having first eliminated species not then recorded from the USSR. The result is that this key must "be used with caution" (Disney 1998b). Specimens not running down in this key should have been taken through the keys of Schmitz (*loc. cit.*) before concluding that they belonged to an undescribed species. However, Naumov made no reference to Schmitz's monograph. I have no hesitation, therefore, in proposing the synonymy of *M. smirnovi* with *M. trichorrhoea*.

This species runs to couplet 291 lead 1 in my Handbook (Disney 1989a). It is immediately distinguished from *M. latifrons* (Wood) by the short anal tube (Fig. 2). I have remounted the damaged holotype of *M. ustulata* (Schmitz), from the Schmitz Collection, on a slide. It also runs to couplet 291. It has far more hairs on each cercus but much weaker hairs on the epandrium (Fig. 3). The male of *M. pamirica* (1979) also runs to couplet 291. It not only has fewer than ten hairs on each cercus but the labella are enlarged and below their apical halves they have numerous short blunt spinules, which gradually give way to small scales anteriorly.

Megaselia tumida (Wood)

Aphiochaeta setifer Lundbeck, 1920: 31. **Syn. nov.**

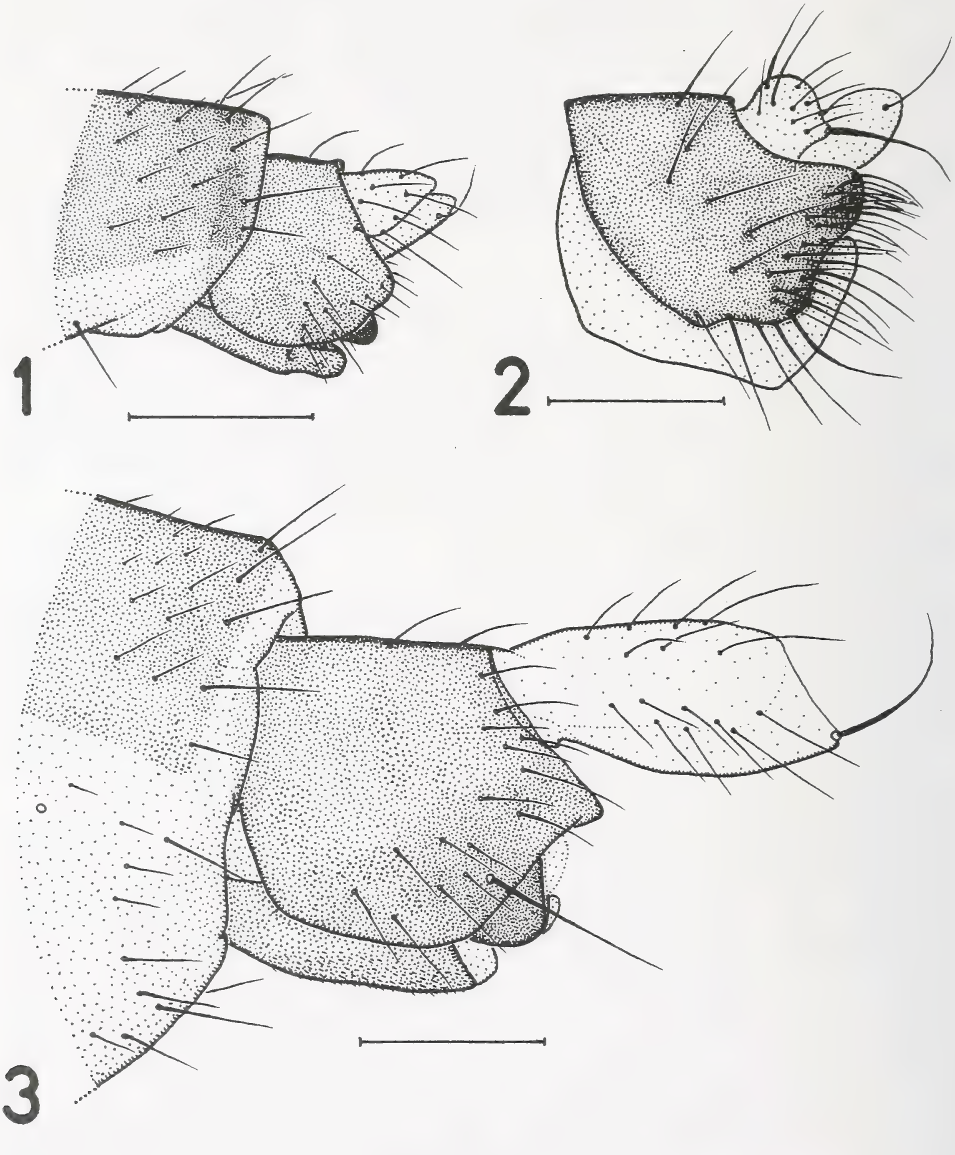
I have remounted the holotype of *Megaselia setifer* and found it to be a male of *M. tumida*. At couplet 33 in Lundbeck's (1922) key he fails to allow for the male of this species, as the thickened costa character he employs only applies to the female. Consequently males of *M. tumida* run out to *M. setifera* (*sic*) at couplet 42, instead of with the females at couplet 36. I therefore synonymise *M. setifer* with *M. tumida*.

A female in the Schmitz Collection is labelled "Ostpreussen, Grauz. 30. vii. 1930. P. Speiser. 81. 1935 verglichen *Meg.* (*M.*) *setifera*", but it is not *M. tumida.*

Megaselia ultrabrevis Schmitz

Megaselia pseudobrevior Disney, 1988b: 157. **Syn. nov.**

Schmitz (1937) cited the very short costal index of 0.26–0.27 as being diagnostic for this Spanish species, as reflected in its name. My measurements for his slide mounted wing are 1.7 mm long; costal index 0.26–0.27, costal ratios 3.91 : 1.37 : 1 and costal cilia 0.06 mm long. Schmitz gave the wing length as 1.32 mm and the costal ratios as 17 : 5 : 4 (= 4.25 : 1.25 : 1). I have remounted a cotype male (in the ZFMK) and find its measurements to be 1.08 mm long, costal index 0.30–0.32, costal ratios 3.09 : 0.93 : 1 and costal cilia 0.06 mm long. The costal index of the type series of *M. pseudobrevior*, from the Canary Islands, is 0.34–0.36. However, since then I have seen specimens from Spain with a costal index of only 0.30. The hypopygia of all these specimens are indistinguishable. I conclude that Schmitz selected a specimen, to measure, whose costal index happened to be at the lowest end of a spectrum of variation of 0.26–0.36. The very short (<0.3) costal index, therefore, is not diagnostic for this species. Furthermore, I conclude that *M. pseudobrevior* is a synonym of *M. ultrabrevis*. The species will run to couplet 217 lead 1 in my Handbook. It differs from *M. brevior* (Schmitz) in the details of the hypopygium (see Disney, 1988b).



Figs 1–3. *Megaselia* males, left faces of hypopygia. 1 – *M. pedatella*, 2 – *M. trichorrhoea*, 3 – *M. ustulata*. (Scale bars = 0.1 mm).

Additions and amendments to the checklist of western Palaearctic Phoridae

The most recent key to European genera includes citation of the literature required for the identification of the species of each genus (Disney 1998b). Although the most recent Catalogue (Disney, 1991a) was published later than a checklist of British species (Disney 1983, 1989a), it was compiled earlier. The most recent checklist of British species (Chandler 1998) updates these publications but omits the non-Palaearctic synonyms for the cosmopolitan and Holarctic species. These were all included in the typescript submitted for the Catalogue but were then excised by the editors. This geographic criterion for exclusion of synonyms is not helpful. Sometimes valuable biological data, gathered outside the Palaearctic Region, have been published under such synonyms. The following list includes amendments and additions to the Catalogue and these checklists of British species, but repeating additions subsequent to the 1989 list already included in Chandler (1998). Citation of the works responsible for amendments (synonyms, misidentifications, etc.) are only given when not covered by Chandler's work. Asterisks indicate species rescued from synonymy. The designation Syn. nov. refers to the notes in the preceding section of this paper.

Notes in square brackets indicate couplets (c.) that these species will run to in the keys to the British species (Disney 1983, 1989a) and/or citation of works giving critical figures published subsequent to original descriptions or key works, or of previously undescribed sexes.

Aenigmatias franzi Schmitz, 1950. [Disney 1993]
A. lubbockii (Verrall, 1877). [Disney 1993]
    lubbocki auctt., lapsus
Chaetopleurophora spinosa Schmitz, 1935. [Disney 1998a – male]
Conicera crassicosta Disney, 1991c
C. tibialis Schmitz, 1925
    sobria Schmitz, 1936, Disney 1993
Diplonevra florescens (Turton, 1801)
    florea (Fabricius, 1794), Chandler 1998
D. praealpina (Schmitz, 1948)
    prealpina auctt., lapsus
Gymnophora prescherweberae Disney, 1997a
Lepta mendesi Schmitz, 1938. [Disney & Michailovskaya 2000]
Megaselia analis (Lundbeck, 1920). [Disney 1999]
M. andrenae Disney, 2000; in Disney, Scanni et al. 2000
M. angularis (Schmitz, 1924). [Disney 1991b]
M. angusta (Wood, 1909), *Disney 1999
    dimidia Schmitz, 1926, Disney 1999
    angusts subspecies *angustina* Schmitz, 1936, Disney 1999
    setulifera Smith, 1977, Disney 1999
    pulicaria auctt. nec (Fallén, 1823), Disney 1999
M. apophysata Schmitz, 1940. [Disney 1990a]
M. ashmolei Disney, 1990b
M. baezi Disney, 1990b
M. barbulata (Wood, 1909). [Disney 1991b]
M. berndseni (Schmitz, 1919)
    M. undulans Schmitz, 1940a, Syn. nov.
M. bistruncata Schmitz, 1936. [Disney 1990b, 1999]
M. brunneipennis Costa, 1857. [Disney 1995a, 1999]
M. buchsi Disney, 1999

M. canaryae Disney, 1990b
M. chorogi Naumov, 1979. [c. 8, 76]
M. clemonsi Disney, 1984
  apophysata Schmitz, 1940 partim (male only), misidentification, Disney 1993
M. coaetanea Schmitz, 1929. [Disney & Bayram 1999. c. 142 via 249]
M. costalis (von Roser, 1840). [Disney 1995a, 1999]
M. curvivenia Schmitz, 1928. [Disney 1999]
  curtivenia auctt., lapsus
M. devia Schmitz, 1936.
  compacta Schmitz, 1940, Disney & Durska 1999.
M. diversa (Wood, 1909)
  sordescens Schmitz, 1927, Disney 1993
  pollex Schmitz, 1937, Disney 1993
M. emarginata (Wood, 1908)
  M. furcilla (Schmitz, 1956a), Syn. nov.
M. eupygis Schmitz, 1929, *Disney 1999
M. exarcuata Schmitz, 1927. [Disney 1993]
M. fennicola (Beyer, 1958). [Disney 1993]
M. haraldlundi Disney, 1995b
M. henrydisneyi Durska, 1998: in Disney & Durska 1998. [c. 81]
M. iberiensis Disney, 1999
M. infraposita (Wood, 1909)
  M. similifrons Schmitz, 1934, Syn. nov.
M. intercostata (Lundbeck, 1921). [Disney 1995b]
M. jameslamonti Disney, 1995b
M. joannae Disney, 1998: in Disney & Durska 1998. [c. 218]
M. lactipennis (Lundbeck, 1920). [Disney 2000b, c. 182, 87]
  tibiella (Lundbeck, 1920), Syn. nov.
M. largifrontalis (Schmitz, 1939). [Disney 1999]
M. latifrons (Wood, 1910)
  proprior Colyer, 1956, Syn. nov.
M. longicostalis (Wood, 1912). [Disney, 1999]
  hybrida Schmitz, 1939, Disney 1999
  ardua Schmitz, 1940b, Syn. nov.
  clementsi Disney, 1978, Disney 1999
M. longifurca (Lundbeck, 1921), *Disney 1999
  spinolabella Disney, 1989, Disney 1999
M. marekdurskii Disney, 1998: in Disney & Durska 1998. [c. 166]
M. melanostola Schmitz, 1942
  balearica (Colyer, 1969), Disney 1993
M. monochaeta (Strobl, 1892), *Disney 1999
M. nectergata Disney, 1999
M. oviaraneae Disney, 1999
M. pamirica Naumov, 1979. [c. 291]
M. pedatella (Schmitz, 1926). [c. 80]
  rara Colyer, 1962, Syn. nov.
M. perfusca Schmitz, 1935. [Disney 1999]
M. petraea Schmitz, 1934. [Disney 1999]
M. pictorufa (Colyer, 1957)
  picotrufa auctt., lapsus
M. praeacuta (Schmitz, 1919)
  arietina Disney, 1991, Disney & Campadelli 1997
M. producta (Schmitz, 1921)
  sordescens auctt., nec Schmitz, 1927, Disney 1993
M. pulicaria (Fallén, 1823). [Disney 1999]
  sinuata Schmitz, 1926, Disney 1999

M. rotundapicis Disney, 1999
M. rupestris Schmitz, 1934. [Disney 1999]
M. spinata (Wood, 1910). [Disney 2000b]
M. stenoterga Disney, 1988b
M. striolata Schmitz, 1940b. [c. 182, 258]
  durskae Disney, 1989c, Syn. nov.
M. subtumida (Wood). [Disney 1999]
M. tamilnaduensis Disney: in Mohan et al. 1996, Disney & Durska 1999. [c. 285]
M. tenebricola Schmitz. [Disney 1999]
M. teneripes Schmitz, 1957. [Disney 1995b, 1999]
M. tergata (Lundbeck). [Disney 1999]
M. teresamajewskae Disney, 1998: in Disney & Durska 1998. [c. 203]
M. trichorrhoea (Schmitz, 1921). [c. 291]
  smirnovi Naumov, 1979, Syn. nov.
M. trojani Disney, 1998: in Disney & Durska 1998.
M. tumida (Wood). [Disney 1999]
  setifer (Lundbeck, 1920), Syn. nov.
M. ultrabrevis Schmitz, 1937. [c. 217]
  pseudobrevior Disney, 1988b, Syn. nov.
M. ustulata (Schmitz, 1920). [c. 291]
M. wickenensis Disney, 2000: in Disney & Perry 2000. [c. 285]
M. zeuzerae Disney: in Disney & Campadelli 1997. [c. 182]
Menozziola obscuripes (Schmitz, 1927). [Gadau & Disney 1996]
M. schmitzi (Menozzi, 1921). [Gadau & Disney 1996]
Microselia southwoodi Disney, 1988a
Phalacrotophora beuki Disney, 1997: in Disney & Beuk 1997
P. delageae Disney, 1979. [Disney & Beuk 1997]
Phora greenwoodi Disney, 1989b
P. limpida Schmitz, 1935. [Disney 1993]
P. michali Disney, 1998: in Disney & Durska 1998
Poloniphora Disney & Durska, 1998
Poloniphora bialoviensis Disney, 1998: in Disney & Durska 1998
Pseudacteon brevicauda Schmitz, 1925. [Disney 2000a]
  palpatus Schmitz, 1938, Disney 2000a
P. claridgei Disney, 2000a
P. fennicus Schmitz, 1927. [Disney 2000a]
P. lundbecki Schmitz, 1924. [Disney 2000a]
  lusitans Schmitz, 1938, Disney 2000a
P. tubiceroides Disney, 2000a
Puliciphora rufipes Silva Figueroa, 1916. [Disney 1993]
Razorfemora Disney, 1990a
R. nussbaumi Disney, 1990a. [Disney 1994b – female]
Spiniphora punctipennis (Zetterstedt, 1848). [Disney 1990b – male]
Triphleba nivalis (Rondani, 1856). [Gori 1999]
  novembrina Schmitz, 1943, Gori 1999
T. withersi Disney, 1994a
Trucidophora Brown, 1991: in Brown et al. 1991
T. ewardurskae (Disney, 1990a)
Tubicera algeriae Coomer, 1999
T. lichtwardi Schmitz, 1920. [Coomer 1999]
Veruanus oldenbergi (Schmitz, 1919). [Disney 1997b, Disney & Durska 1998]
  memorabilis Schmitz, 1927, Disney 1997b
Xenotriphleba Buck, 1997
X. dentistylata Buck, 1997

Acknowledgements

My work on Phoridae is funded by the Isaac Newton Trust (Trinity College, Cambridge). I am most grateful to Dr Hans Ulrich (formerly of the Museum Koenig, Bonn – ZFMK) for allowing me to remount many critical specimens in his care; and also, for allowing me to remount further specimens, to Dr Rudolf Meier (Zoological Museum, University of Copenhagen), Nigel Wyatt (Natural History Museum, London) and Dr Mikhail Mostovski, who organised the loan of specimens from the Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St Petersburg.

Zusammenfassung

Beiträge zu einer Revision der europäischen Phoriden (Diptera). – Elf neue Synonymien in der Gattung *Megaselia* werden begründet. Berichtigungen und Nachträge zum Katalog der paläarktischen Phoriden (Disney 1991) sind in einer Liste zusammengefasst.

References

Brown, B. V., Francoeur, A. & Gibson, R. L. (1991): Review of the genus *Styletta* (Diptera: Phoridae), with description of a new genus. – Ent. scand. 22: 241–250.

Buck, M. (1997): A new genus and species of Phoridae (Diptera) from Central Europe with remarkably primitive male genitalia. – Ent. scand. 28: 351–359.

Chandler, P. (editor). (1998): Checklists of Insects of the British Isles (New Series). Part 1: Diptera. – Handbk Ident. Br. Insects 12: i-xx, 1–234.

Colyer, C. N. (1956): Two new species of *Megaselia* (Dipt. Phoridae) from Yugoslavia. – Bull. Mus. Hist. nat. Pays serbe B 8: 97–100.

Colyer, C. N. (1962): Ten new species of Phoridae from Yugoslavia (Diptera). – Studia ent., Petropolis 5: 257–76.

Coomer, R. P. C. (1999): A new species of Tubicera Schmitz, 1920 (Diptera: Phoridae) from Algeria. – Entomologist's Gaz. 50: 109–114.

Disney, R. H. L. (1983): Scuttle Flies – Diptera, Phoridae (except *Megaselia*). – Handbk Ident. Br. Insects 10(6): 1–81.

Disney, R. H. L. (1988a): A new species of *Microselia* (Dipt. Phoridae) from France. – Ann. Parasitol. hum. comp. 63: 85–88.

Disney, R. H. L. (1988b): The Palaearctic species resembling *Megaselia pygmaea* (Diptera, Phoridae), including two new species. – Ann. ent. fenn. 54: 153–161.

Disney, R. H. L. (1989a): Scuttle Flies – Diptera Phoridae Genus *Megaselia*. – Handbk Ident. Br. Insects 10(8): 1–155.

Disney, R. H. L. (1989b). A new species of *Phora* (Dipt., Phoridae) from France. – Entomologist's mon. Mag. 125: 81–82.

Disney, R. H. L. (1989c): A new species of *Megaselia* (Diptera, Phoridae) from France and Poland. – Polskie Pismo ent. 59: 249–252.

Disney, R. H. L. (1990a): Problem genera close to *Megaselia* (Diptera: Phoridae). – Br. J. Ent. nat. Hist. 3: 11–22.

Disney, R. H. L. (1990b): Three new species of scuttle fly (Diptera, Phoridae) from the Canary Islands. – Vieraea 18: 135–141.

Disney, R. H. L. (1991a): Family Phoridae. – In: So–s, A. & Papp, L. (Editors), Catalogue of Palaearctic Diptera. Volume 7 (Dolichopodidae – Platypezidae) – Akademiai Kiado, Budapest. 143–204.

Disney, R. H. L. (1991b): Two rare scuttle flies (Diptera, Phoridae) from Yorkshire, including one new for Britain. – Naturalist, Hull 116: 93–94.

Disney, R. H. L. (1991c): A new species of Conicera (Diptera, Phoridae) from Germany. – Zool. Anz. 227: 240–244.

Disney, R. H. L. (1993): Notes on European Phoridae (Diptera). – Br. J. Ent. nat. Hist. 6: 107–118.

Disney, R. H. L. (1994a): A new species of *Triphleba* (Diptera: Phoridae) from France and the subfamily assignment of this genus. – G. it. Ent. 6: 135–139 (1992).

Disney, R. H. L. (1994b): Scuttle Flies: The Phoridae. – Chapman & Hall, London, xii + 467 pp.

Disney, R. H. L. (1995a): The type species of *Megaselia* Rondani (Dipt., Phoridae). – Entomologist's mon. Mag. 131: 167–170.

Disney, R. H. L. (1995b): Two new species of *Megaselia* (Diptera: Phoridae) from Europe. – Br. J. Ent. nat. Hist. 8(3): 113–119.

Disney, R. H. L. (1997a): A new species of *Gymnophora* (Dipt., Phoridae) from Germany. – Entomologist's mon. Mag. 133: 73–75.

Disney, R. H. L. (1997b): *Veruanus* Schmitz (Diptera: Phoridae). – Br. J. Ent. nat. Hist. 10: 69–71.

Disney, R. H. L. (1998a): The hitherto unknown male of *Chaetopleurophora spinosa* (Diptera: Phoridae). – Br. J. Ent. nat. Hist. 10: 193–195 (1997).

Disney, R. H. L. (1998b): Family Phoridae. – In: Papp, L. & Darvas, B. (Editors), Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera. Volume 3. Higher Brachycera – Budapest, Science Herald. 3.4: 51–79.

Disney, R. H. L. (1999): A troublesome sibling species complex of scuttle flies (Diptera: Phoridae) revisited. – J. nat. Hist. 33: 1159–1216.

Disney, R. H. L. (2000a): Revision of European *Pseudacteon* Coquillett (Diptera, Phoridae). – Bonn. zool. Beitr. 49: 79–91.

Disney, R. H. L. (2000b): The first and second British records for two species of Phoridae (Dipt.). – Entomologist's mon. Mag. 136: 199–202.

Disney, R. H. L., Baez, M. & Ashmole, N. P. (1990): A revised list of Phoridae (Diptera) from the Canary Islands, with habitat notes. – Vieraea 18: 261–265.

Disney, R. H. L. & Bayram, S. (1999): Recognition, biology and first Turkish record of Megaselia coaetanea Schmitz (Dipt., Phoridae). – Entomologist's mon. Mag. 135: 233–236.

Disney, R. H. L. & Beuk, P. L. Th. (1997): European Phalacrotophora (Diptera: Phoridae). – Entomologist's Gaz. 48: 185–192.

Disney, R. H. L. & Campadelli, G. (1997): A new species of *Megaselia* Rondani (Diptera: Phoridae) reared from a moth larva (Lepidoptera: Cossidae) in Italy. – Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 51: 63–68.

Disney, R. H. L. & Durska, E. (1998): A new genus and new species of Phoridae (Diptera) from Poland. – European J. Ent. 95: 437–53.

Disney, R. H. L. & Durska, E. (1999): A new subspecies of scuttle fly (Diptera: Phoridae) that feeds on oyster mushrooms (*Pleurotus ostreatus*) in Poland. – Fragmenta faunistica 42: 127–32.

Disney, R. H. L. & Michailovskaya, M. V. (2000): The poorly known genus *Lepta* Schmitz, 1938 (Diptera: Phoridae). – Entomologist's Gaz. 51: 187–189.

Disney, R. H. L. & Perry, I. (2000): A new species of *Megaselia* from Cambridgeshire (Diptera, Phoridae). – Dipterists Digest. 7: 5–7.

Disney, R. H. L., Scanni, B., Scamoni, E. & Andrietti, F. (2000): A new species of scuttle fly (Diptera: Phoridae) whose larvae are kleptoparasites of a bee (Hymenoptera: Andrenidae). – G. it. Ent. 9: 99–104 (1998).

Gadau, J. & Disney, R. H. L. (1996): The ant host (Hymenoptera: Formicidae) and hitherto unknown female of *Menozziola obscuripes* (Diptera: Phoridae). – Sociobiology 28: 177–181.

Gori, M. (1999): I Foridi della collezione Rondani (Diptera Phoridae). – Boll. Soc. entomol. ital. 131: 139–146.

Lundbeck, W. (1920): New species of *Aphiochaeta* from Denmark. – Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. 71: 1–34.

Lundbeck, W. (1922): Diptera Danica Part VI Pipunculidae, Phoridae. – Wesley, London: 455 pp.

Meigen, J. W. (1830): Systematische Beschreibung der bekannten europaeischen zweifluegeligen Insecten. 6. Theil. – iv + 401 pp., 12 pls (55–66). Schulz, Hamm.

Naumov, A. N. (1979): New species of Phoridae (Diptera) from the European part of the U.S.S.R. and Central Asia (in Russian). – Entomologicheskoe Obozrenie 58: 417–420.

Santos Abreu, E. (1921): Monografia de los Phoridos de las Islas Canarias. – Mem. R. Acad. Cienc. Artes Barcelona 17: 1–90.

Schmitz, H. (1934): Zur Kenntnis der Phoriden Oesterreichs. – Natuurh. Maandblad 23: 1–21, 30–31, 47–48.

Schmitz, H. (1937): Spanische Phoriden des Madrider Museums. – Broteria 33: 119–127.

Schmitz, H. (1938a): On the Irish species of the Dipterous family Phoridae. – Proc. R. Irish Acad. 44B: 173–204.

Schmitz, H. (1938b): Phoridae. – In: Lindner E (editor), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33) (Lieferung 123): 1–64.

Schmitz, H. (1940a): Die ersten hundert Phoriden von Portugal (concl.). – Broteria 36: 49–74.

Schmitz, H. (1940b): Die Arthropodenfauna von Madeira nach den Ergebnissen der Reise von Prof. Dr. O. Lundblad Juli–August 1935. – Ark Zool. 32B10: 1–6.

Schmitz, H. (1941) Phoridae. – In: Lindner, E. (ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33) (Lieferung 141): 65–128.

Schmitz, H. (1943) Phoridae. – In: Lindner, E. (ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33) (Lieferung 147, 149): 129–92.

Schmitz, H. (1949) Phoridae. – In: Lindner, E. (ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33) (Lieferung 160): 193–240.

Schmitz, H. (1951) Phoridae. – In: Lindner, E. (ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33) (Lieferung 165): 241–272.

Schmitz, H. (1952): Über W. Lundbecks Sammlung und Beschreibung Dänischer Phoriden. – Ent. Meddel. 26: 350–79.

Schmitz, H. (1953) Phoridae. – In: Lindner, E. (ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33) (Lieferung 171): 273–320 (1952).

Schmitz, H. (1955) Phoridae. – In: Lindner E. (ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33) (Lieferung 180): 321–68.

Schmitz, H. (1956a): Eine neue Plastophora-Art aus Kalksburg b. Wien. – Broteria 52: 43–47.

Schmitz, H. (1956b) Phoridae. – In: Lindner, E. (ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33) (Lieferung 187): 369–416.

Schmitz, H. (1957) Phoridae. – In: Lindner, E. (ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33), (Lieferung 196): 417–64.

Schmitz, H. (1958) Phoridae. – In: Lindner, E. (ed.), Die Fliegen der palaearktischen Region 4(33) (Lieferung 202): 465–512.

Wood, J. H. (1908): On the British species of Phora (Part II). – Entomologist's mon. Mag. 44: 164–74, 215–8, 253–4.

Wood, J. H. (1909): On the British species of Phora. Part II contd. – Entomologist's mon. Mag. 45: 24–9, 59–63, 113–20, 143–9, 191–5, 240–4.

Wood, J. H. (1912): Notes on British Phora (corrections and additions). – Entomologist's mon. Mag. 48: 94–9, 166–81.

Zaitsev, V. F. (1969): 47. Sem. Phoridae – Gorbatki – In: Opredelitel' nasekomykh evropeiskoi chasti SSSR, Tom V (Dvukrylye, blokhi), chast' 1, 753-802. Nauka, Leningrad. [English translation (1989): 47. Family Phoridae. – In: Bei-Bienko, G. Ya. & Steyskal, G. C. (editors): Keys to the Insects of the European part of the USSR, volume V. (Diptera and Siphonaptera), Part I, 1156–1233 (in English). – E. J. Brill, Leiden.

Dr R. Henry L. Disney, University Department of Zoology, Downing Street, Cambridge CB2 3EJ, England.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 4	S. 305–311	Bonn, Januar 2003

Is not Hennig's method of producing cladograms as defensible as those derived from parsimony algorithms?

R. H. L. Disney

Abstract. In a recent paper Härlin (1999) argued that the evolutionary tree for a taxon that phylogenetic systematics seeks to discover has logical priority over taxonomic characters, and that it follows that congruence among character states therefore has priority over all other considerations. This opinion is challenged and the approach advocated by Hennig (1966) commended as being at least as useful as a means of generating interesting hypotheses.

Key words. Phylogeny, cladistics, systematics, congruence, parsimony.

Introduction

The two dominant preoccupations of taxonomists are alpha taxonomy, concerned with the recognition and description of species, and beta taxonomy, concerned with arranging species into a hierarchical scheme of classification. It is currently estimated that a large majority of the species on planet earth remains unknown to science. However, not only is the funding for alpha taxonomy in decline but it is now easier to get a paper discussing theoretical aspects of beta taxonomy published than one advancing knowledge of alpha taxonomy (Disney 1999). This is despite the fact that most of these theoretical considerations have been discussed many times before, as indicated in standard texts (e.g. Mayr & Ashlock 1991).

With regard to beta taxonomy, practising taxonomists, as opposed to some theoreticians, generally recognize that the designation of a genus embodies a set of opinions about the affinities of species and the status of the clusters of species we have constructed to reflect those opinions. The process of clustering related species, systematization, is in principle a process of scientific discovery through the erection of testable hypotheses. The assignment of a rank (genus, subgenus or whatever) to a cluster of species, categorization, owes as much to historical accident and prejudice as to scientific insight. A classification, therefore, is partly a reflection of the results of scientific discovery and partly the result of arbitrary decisions. The latter introduce an element of historical constraint, which needs to be respected in the interests of nomenclatural stability. It is too often forgotten that a classification is meant to be a system of reference to aid communication. Continual changes in names, or the concepts signified by them, impair effective communication. Useful theoretical debates are therefore best restricted to the methods used in systematization. Since Hennig's (1966) classic text, most taxonomists have come to regard the recognition of synapomorphies (shared derived character states) as the key to systematization. The continuing debates that concern practising taxonomists are therefore those concerned with the procedures employed in the recognition of synapomorphies.

Recognition of Synapomorphies

Hennig (1966) insisted that the systematization of taxa should be based on synapomorphies. He thus rejected phenetics, which I have defined elsewhere (Disney 1983) as "the clustering of species by statistical procedures which treat a limited selection of characters as being of equal weight. The resulting classification is a function of the characters selected. A different selection is likely to produce a different classification. Network classifications are more likely to emerge from phenetic analysis than are cladistic classifications". I would merely add that if one employs some system of weighting certain character states (in order to produce a cladogram rather than a network) then one needs to justify one's criterion for selecting those character states preferentially.

The recognition of homologies and the resolution of the polarities of postulated transformation series have remained the key to the recognition of apomorphic character states. The term homology evidently means different things to different authors. I have previously (Disney 1983) defined it thus – "a character state is a homology of another character state when they both form part of the same evolutionary transformation sequence. They will always have the same basic structure. They may not have the same function and do not necessarily resemble each other". This is essentially in accord with a definition such as that of Wägele (1996) – "an evolutionary novelty is an inherited change from a previously existing character. The novelty is the homologue of the previously existing character in an ancestor/ descendant relationship". In the case of morphological features, Hennig (1966) considered that a few well founded postulated synapomorphies were likely to prove a more reliable basis for constructing a cladogram than a plethora of character states whose status as postulated synapomorphies was not supported by explicit evidence and argument. However, a growing number of taxonomists have abandoned Hennig's viewpoint and advocate instead that we should determine synapomorphies retrospectively through the application of parsimony algorithms to large databases of character states tabulated against taxa (e.g. Scotland 1992, Yeates & Wiegmann 1999). In effect congruence becomes the criterion for the preferential selection of character states. The states thus selected are then inferred to be the synapomorphies being sought. Indeed some authors, such as Härlin (1999), explicitly take this to its logical conclusion by arguing for the priority of character congruence over all other considerations. Such a procedure amounts to a modified form of phenetics, despite the latter now being recognized as an essentially arbitrary method of clustering species. Such authors bypass, rather than address, the overwhelming evidence (e.g. Moore & Willmer 1997) for the prevalence of convergent evolution. In seeking the preferred cladogram for a data matrix based on morphological features, they assume that the only reliable way to recognise homoplasy is through finding the most parsimonious solution and that those states not supporting this cladogram must, therefore, be the homoplasies (= the 'analogies' of authors such as Wägele 1996). However, the greater degree of linkage between the character states employed the more will procedures based primarily on congruence run the risk of amounting to circular arguments. This is because pleiotropy and polygenic control of the character states under consideration will be the norm for the majority (if not all) of these states.

Molecular data

In the case of DNA sequence data it has usually been assumed that the degree of linkage will tend to be reduced to a level where reliance on congruence can be employed without thereby inevitably becoming an exercise in circular argument. Indeed it is difficult to avoid parsimony algorithms or other statistical procedures (such as maximum likelihood and neighbour-joining algorithms for sorting taxa in relation to tabulated character states) with the analysis of DNA sequence data because of the dearth of alternative procedures. Perhaps, it also needs emphasizing that such sequence-based cladograms portray affinity in terms of genetic similarity rather than in terms of the recency of common origin that is portrayed by a cladogram based on morphological data and using Hennig's classic approach to constructing the cladogram. While it is reasonable to assume that shared sequences represent synapomorhy, there always remains a possibility of such sequences being homoplasies. However, as we learn more about the functions of these sequences we should be able to detect such cases with greater confidence. While these two sorts of affinity are likely to be very closely correlated, they will also differ to a greater or lesser extent. Prompted by Härlin's recent paper in particular these issues are briefly discussed further below.

Discussion

Härlin (1999) argues that the evolutionary tree for a taxon that phylogenetic systematics seeks to discover has logical priority over taxonomic characters, and that it follows that congruence among character states therefore has priority over all other considerations. His somewhat theoretical arguments in favour of this seem to have little relation to taxonomic practice.

Of course the true evolutionary tree for a taxon is awaiting discovery and therefore, in this trivial sense, has logical priority in that it is the aspiration to discover this tree that motivates phylogenetic systematics in the first place. In practice, however, the discovery of the tree is the goal of an investigation rather than the starting point.

In practice the starting point of all taxonomic endeavour is the examination of individual specimens of organisms. These can all be demonstrated to be unique. It follows that any clustering of these individual organisms into taxa necessitates focusing on some character states while ignoring others. At the level of alpha taxonomy we cluster individuals into putative species (which I will assume, for the sake of argument, are sexually reproducing species) on the basis of biological data (e.g. pairs caught mating) and selected morphological character states. In the process we relegate some character states to the status of being examples of individual, infraspecific, variation. Other differences we may designate as being cases of sexual dimorphism. As we proceed to beta taxonomy we continue to select some characters and to ignore others as we cluster the species into a hierarchy of taxa.

The key issue for beta taxonomy has always been the justification of the criterion that leads us to select some character states at the expense of others. Ever since Aristotle taxonomists have recognized that some characters could be weighted preferentially as being indicative of something significant while others only emerged as being significant because they were found to correlate with many other character states. Thus Aristotle weighted red blood, as he considered this to be indicative of the 'essence' of the taxon under consideration. His approach culminated in the achievements of typological taxonomy, which, however, failed to justify its various notions of the 'essence'. The Darwinian revolution replaced the notion of the 'essence' with that of evolutionary affinity. Evolutionary taxonomists then proceeded to try to identify character states indicative of such affinity. However, many rival claims emerged to the extent that some workers shifted attention back to Aristotle's other criterion – the correlation of character states (or congruence in Härlin's vocabulary). Modern phenetics gave us many useful quantitative, statistical, procedures for clustering taxa. However, such methods are based on at least two assumptions that are difficult to defend (see below) and furthermore the results are always at risk of distortions due to the characteristics of the algorithms employed rather than the realities of nature.

While it was the choice of criteria for the preferential selection of character states that was the subject of debate prior to the general acceptance of synapomorphy, now the debate has shifted to the methods we employ to recognise synapomorphies. This shift gave rise to a revival of procedures pioneered by phenetics and their adaptation as parsimony algorithms employed as a means of recognising homoplasy and synapomorphy. For certain types of data such algorithms (e.g. those included in computer programmes such as PAUP) may be the only option available, despite their limitations.

The most questionable assumption of parsimony/congruence algorithms is that each piece of information (each datum) is equivalent in weight to every other datum in one's database of character states or a selected subset of it (as in the case with an algorithm that first splits the intial database into subsets through a weighting procedure). In the case of morphological character states one normally employs non-equivalent (philosophically speaking) types of data simultaneously, such as data pertaining to shape, size, colour and number. Another common assumption of these algorithms based on congruence is the independence of each datum. However, we know that most (if not all) genes influence the development of several character states (pleiotropy) and most (if not all) character states are influenced by several genes (polygenes).

It is generally assumed that the closest approximation to meeting the assumptions of equivalence and independence of the individual data is encountered with DNA and RNA sequence data. However, even with these data we now have increasing evidence of varying degrees of linkage (e.g. the highly conserved sections of some chromosomes). Furthermore it is increasingly recognised that the problems posed by the functional independence of morphological traits and by developmental integration giving rise to convergent resemblance are not restricted to morphological data. There is a growing list of examples of the same problems with some molecular data (e.g. Lee 1999). Nevertheless, congruence algorithms used to analyze such sequence data are capable of yielding useful clusters based on genetic affinity. As such affinity tends to be closely correlated with phylogenetic affinity (in terms of recency of common origin) such clusters are more often than not likely to be monophyla (monophyletic taxa) in the strictest Hennigian sense. However, there may be cases where a species exhibits a closer genetic affinity with a more distant relative than with its immediate sister species, when the latter has acquired novel genes by horizontal gene transfer (e.g. Avise 1994). With advancing knowledge we should be able to detect such anomalies and exclude them from our analyses.

When it comes to the consideration of cladograms generated by algorithms (such as those included in PAUP) applied to morphological data, the blatant invalidation of the above assumptions becomes more serious. The problems posed by convergent evolution further compound the problem. Härlin apparently assumed that convergent evolution is minimal. He therefore dismissed the evidence to the contrary as reviewed by Moore & Willmer (1997), by misrepresenting their position (that whichever method is employed one is confronted with a result that suggests that convergence must be extremely common) and without any valid argument in support of his dismissal of their evidence for the prevalence of convergent evolution. Within Diptera, for example, independent, convergent losses of character states have evidently been especially commonplace. Furthermore the ontogenetic integration of an organism can mean that a simple morphological change may trigger a cascade of compensatory changes during development. Thus supposedly complex morphological characters may have a relatively simple developmental basis, and therefore be more likely to evolve convergently than one intuitively might suspect (Lee 1999). In short, the amount of misleading noise is highly likely to swamp the phylogenetic signal we are seeking. The result of employing the criterion of congruence (parsimony) is to risk postulating synapomorphies on the basis of circular argument masquerading as objectivity. Nevertheless the resulting cladograms, while not being definitive conclusions, they are still useful as research programmes.

The classic Hennigian method is to select relatively few postulated synapomorphies whose homologies, and whose polarities of the postulated transformation series, are based on explicit evidence and well grounded arguments. The latter will frequently involve plausible evolutionary scenarios and some sort of, albeit informal, ranking of the probabilities of different character states being likely to have evolved more than once. The resulting cladograms can then be readily tested by exposure to new sources of data (molecular, further morphological, behavioural, physiological, etc.).

All cladograms are research programmes not definitive conclusions. They cannot be proved but they can be demolished by fresh data. A cladogram based on the preferential selection of character states that are the most plausible postulated synapomorphies (in relation to the available evidence and best argued inferences) is one whose basis is not only fully explicit but it can be readily critically evaluated point by point (bifurcation by bifurcation or node by node) independently. It can thus be progressively revised and refined in the light of revised interpretations and new data. All the time, however, it remains both a research programme and a concise summary of our current interpretations of the most thoroughly evaluated data pertaining to the taxa in question.

By contrast a cladogram based on many data and congruence, as the criterion for the rejection of many data in our initial data base, is seemingly less useful in directing attention to the significance of new data. This is because the inclusion of any datum in the final cladogram is based solely on its congruence with the largest subset of character states in the initial data base. It therefore follows that when one wishes to incorporate new data into a fresh analysis it is imperative to include all the data rejected by one's previous analysis if one is to avoid progressive magnifications of errors in the original result. The fresh analysis (based on congruence) is likely to favour some data previously rejected and to reject some previously favoured. That is the nature of the operation of the congruence criterion.

Conclusion

I repeat that in practice character states are the starting point for producing a cladogram, which is a summary of interlinked hypotheses as to the form of the evolutionary tree that we aspire to discover. All cladograms are based on selected character states. The criterion employed for this preferential selection must be explicit. It is now generally agreed that this criterion is synapomorphy. I reiterate that the currently debated issue is – how do we recognize synapomorphies?

An attraction of the use of congruence to identify synapomorphies retrospectively is the fact that it involves minimal understanding of the character states selected, it involves no hypotheses as to their significance and it utilises many data. Another advantage is that modern computers can handle a very large number of character states and taxa very rapidly to produce a cladogram (or a set of cladograms). Its disadvantage is that it is difficult to evaluate apart from adding yet more data to the original data base and repeating the exercise to see how consistent the new cladogram is with the previous one. However, where these cladograms differ we frequently have little idea as to which version is nearer the truth. The addition of new data may have merely further obscured the true signal with additional noise. By contrast the classic Hennigian approach, by progressively modifying or replacing cladograms based on many individual explicit arguments, is perhaps more likely to be progressively approximating the true evolutionary tree. Furthermore each datum on which it is based involves explicit hypotheses advanced prior to the generation of the cladogram. These hypotheses are available for testing at any time one by one. An apparent disadvantage of this method is the smaller number of data on which the cladogram is based. However, it is the common experience to find that many character states not employed in the construction of the cladogram are subsequently found to be congruent with it. Thus the classic Hennigian approach can reveal the pattern of evolution of these, often seemingly trivial, character states as well as revealing convergent evolution among many others. The classic Hennigian approach, therefore, would still seem to be useful as a research programme.

In practice it is normally found that there is a, perhaps surprising, measure of agreement between cladograms generated by the two approaches. Where they differ, therefore, can usefully highlight areas that merit further research – rather than dogmatic declarations regarding the superiority of one's chosen approach.

I conclude that the highly partisan advocacy of only one approach to producing a cladogram, such as Härlin's advocacy of the use of congruence for the retrospective recognition of synapomorphies, contributes nothing new and may mislead by offering an apparently novel, but essentially spurious, defence of this one chosen method. Every method rests on dubious assumptions and/or limited data. As with imperfect population estimates (such as the Lincoln Index) in ecology proving very useful for comparisons between different populations in space and time, so imperfect procedures for generating cladograms are useful procedures for directing future research. Such research may either disprove all or part of our favoured cladogram. It may fail to disprove it. We live with those cladograms we fail to disprove. There is no panacea procedure for discovering the true cladogram.

Acknowledgements

I am currently funded by the Isaac Newton Trust (Trinity College, Cambridge). I am grateful to my colleague Dr Janet Moore for kindly commenting on an initial draft of this note and to the referees for helpful comments.

Zusammenfassung

Ist die Hennigsche Methode zur Erstellung von Kladogrammen nicht ebenso vertretbar wie diejenigen, die auf Parsimonie-Algorithmen basieren?

In einem kürzlich veröffentlichten Beitrag argumentierte Härlin (1999), dass in der phylogenetischen Systematik der für ein Taxon postulierte Stammbaum logisch Priorität über taxonomische Merkmale hat und dass sich daraus ableitet, dass die Kongruenz von Merkmalen und Merkmalszuständen (mit diesem Stammbaum) Prioriät über alle anderen Überlegungen hat. Diese Auffassung wird hier kritisch diskutiert. Die Methode von Hennig (1966) zur Begründung von Stammbäumen wird als zumindest ebenso nützlich zur Formulierung von sinnvollen und überprüfbaren Hypothesen angesehen.

References

Avise, J. C. (1994): Molecular Markers, Natural History and Evolution. – Chapman & Hall, London, 511 pp.

Disney, R. H. L. (1983): A synopsis of the taxonomist's tasks, with particular attention to phylogenetic cladism. – Field Studies 5(5): 841–865.

Disney, R. H. L. (1999): Insect biodiversity and the demise of alpha taxonomy. – Antenna 23: 84–88.

Härlin, M. (1999): The logical priority of the tree over characters and some consequences for taxonomy. – Biol. J. Linn. Soc. 68: 497–503.

Hennig, W. (1966): Phylogenetic Systematics. – University of Illinois Press, Urbana, 263 pp.

Lee, M. S. Y. (1999): Molecular phylogenies become functional. – Trends Ecol. Evol. 14: 177–178.

Mayr, E. & Ashlock, P. D. (1991): Principles of Systematic Zoology. – McGraw-Hill, New York, 475 pp.

Moore, J. & Willmer, P. (1997): Convergent evolution in invertebrates. – Biol. Rev. 72: 1–60.

Scotland, R. W. (1992): Cladistic theory. – In: Forey, P. L., Humphries, C. J., Kitching, I. J., Scotland, R. W., Siebert, D. J. & Williams, D. M., editors. Cladistics. Clarendon Press, Oxford. Chapter 1: 3–13.

Wägele, J.-W. (1996): First principles of phylogenetic systematics, a basis for numerical methods used for morphological and molecular characters. – Vie Milieu 46: 125–138.

Yeates, D. K. & Wiegmann, B. M. (1999): Congruence and controversy: toward a higher-level phylogeny of Diptera. – Ann. Rev. Ent. 44: 397–428.

Dr R. H. L. Disney, Department of Zoology, University of Cambridge, Downing Street, Cambridge CB2 3EJ, England.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 4	S. 313–327	Bonn, Januar 2003

A contribution to the systematics of *Desmomys* Thomas, 1910 (Rodentia, Muridae) with the description of a new species

Leonid A. Lavrenchenko

Abstract. Morphometric and cytogenetic analyses reveal that the genus *Desmomys* comprises two distinct species, both of them are endemic to Ethiopia. A new species, *Desmomys yaldeni*, is described and compared with *D. harringtoni* which is widely distributed throughout the most part of the country. The newly described species is known only from two localities in south-western Ethiopia. The two *Desmomys* species differ in their external characters, cranial morphology and karyotypes. *D. yaldeni* n. sp. has the same diploid chromosome number (2n=52) as *D. harringtoni*, however, C-banding reveals substantial differences between these two species. Besides that, they can be distinguished with the multivariate analysis of cranial measurements. *D. yaldeni* has relatively shorter and narrower toothrows what might be considered as an adaptation to the diet consisting of invertebrates and/or fruits and berries.

Key words. Rodentia, Muridae, *Desmomys*, systematics, craniometry, chromosomes, biodiversity, endemics, Ethiopia.

Introduction

Desmomys Thomas, 1910 was listed as a genus by Allen (1939), but has for a long time been treated as a subgenus of *Pelomys* Peters, 1852 (Ellerman 1941; Yalden et al. 1976; Rupp 1980; Corbet & Hill 1991; Yalden & Largen 1992). However, Musser & Carleton (1993) concluded that unique dental patterns confirm the generic status of the former taxon despite its resemblance to *Pelomys* and *Mylomys* Thomas, 1906 in general external traits and cranial conformation. As it was supposed (Yalden et al. 1976; Yalden & Largen 1992; Rupp 1980) *Desmomys* comprises only two taxa, *D. harringtoni* (Thomas, 1903) and *D. rex* (Thomas, 1906). The former species is endemic to Ethiopia, being widespread on the both western and eastern Ethiopian plateaux between 1800 and 3300 m a.s.l. (Yalden et al. 1996), the latter is known only from the type specimen (skin without skull) collected by Peter Zaphiro in the Charada Forest, Southern Ethiopia (07°25'N 36°45'E, 1800 m a.s.l.) (Fig. 1). *Desmomys rex* was primarily described by Thomas (1906) as a species of *Arvicanthis* Lesson, 1842, but later "provisionally considered as a giant member of *Desmomys*" (Thomas, 1916). Dieterlen (1974) regarded status of *D. rex* as uncertain and Corbert & Hill (1980) omitted it from the first edition of their checklist, but Yalden et al. (1976) accepted its validity and Yalden & Largen (1992) included this species in their check-list of Ethiopian endemic mammals. Recently, Musser & Carleton (1993) stated "our study of the holotype skin reveals it to be a large and probably old adult of *Mylomys* that is not as brightly pigmented as most samples of that genus. Whether

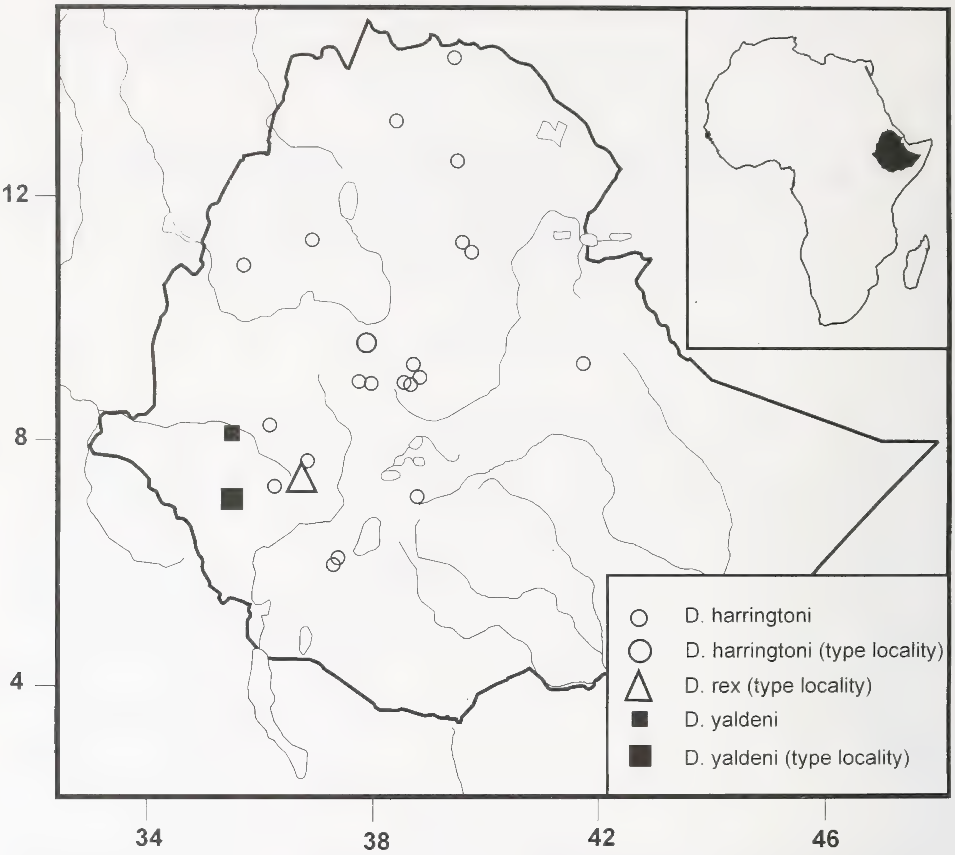


Fig. 1. Geographic distributions of *Desmomys* species in Ethiopia. Distribution of *D. harringtoni* after Yalden et al. (1976, 1996) and Guttinger et al. (1998).

the holotype actually came from Ethiopia, or represents a separate species of *Mylomys* are unknown; we provisionally list *rex* in the synonymy of *M. dybowskii*". This treatment of "*Desmomys*" *rex* has been followed in the final part of the Catalogue of Ethiopian Mammals (Yalden et al. 1996); nevertheless these authors asserted that "there is no reason at all to suppose that the type specimen of *rex* was not obtained by Peter Zaphiro during his 1904–1905 expedition to southern Ethiopia; not least because the skin still carries a label bearing the distinctive handwriting of this collector".

So, only one species, *D. harringtoni*, is currently recognized in the genus *Desmomys* endemic to Ethiopia (Musser & Carleton 1993; Yalden et al. 1996). During fieldwork of the Joint Ethio-Russian Biological Expedition (JERBE) in 1999 two *Desmomys* specimens which could not be identified with *D. harringtoni* were collected in the Sheko Forest. A subsequent examination of the collection in the Natural History Museum (London) yielded a further specimen from Gore. The purpose of this paper is to describe and diagnose the new species of *Desmomys* from south-western Ethiopia and to provide some comments on systematics and contents of the genus.

Material and methods

Sampling, species and museums: Field work in Ethiopia was carried out during 1998–1999 in the framework of the JERBE. Specimens were captured in the following localities: 1. Menagesha Forest (08°57'N 38°33'E, 2800 m a.s.l.) – 3 *D. harringtoni*; 2. Sheko Forest (07°04'N 35°30'E, 1930 m a.s.l.) – 2 *Desmomys* n. sp. All these specimens are deposited in the collection of the Zoological Museum of the Moscow State University (ZMMU). Besides that thirteen *D. harringtoni*, one *Desmomys* n. sp. and one "*Desmomys" rex* (Thomas, 1906) housed in the collection of the Natural History Museum, London (BMNH) were examined.

Specimens examined: ***Desmomys* n. sp.**, n = 3: Ethiopia, Sheko Forest, ZMMU S-167311-12, 2 ♀♀; Ethiopia, Illubabor, 2 km west of Gore, BMNH 72.419 ?. ***Desmomys harringtoni***, n = 16: Ethiopia, Menagesha Forest, ZMMU S-165981-82, S-169876, 2 ♂♂ and 1♀; Ethiopia, Meta Abo, Sabeta, BMNH 72.467, 70.751, 1♂ and 1♀; Ethiopia, 23 km N.W. of Dessie, Kutaber, BMNH 72.466, ?; [Ethiopia], Metti, BMNH 6.11.1.40, ♂; Abyssinia, Kombolsha, BMNH 0.3.3.14, ♀; Ethiopia, 40 m S. of Lake Tana, Dangila, BMNH 1937.2.24.73-74, 28.1.11.127, 1♂, 1♀ and 1?; Ethiopia, 130 m S.W. of Lake Tana, Gabbai, Wanbera, BMNH 28.1.11.126, ♂; Abyssinia, BMNH 3.5.19.1, ♂; [Ethiopia], Adigrat, BMNH 69.11.4.102 (pretype), ♀; Abyssinia, Mahal Uonz, BMNH 88.12.1.19, ♀; [Ethiopia], Katchisa, Kutai, BMNH 2.9.9.36 (type), ♂. ***"Desmomys" rex***, n = 1: [Ethiopia], Charada Forest, BMNH 6.11.1.34 (type), ♂.

Cytogenetics: The chromosomal analysis was performed on *Desmomys* n. sp. from the Sheko Forest (one female). Somatic metaphases were prepared from bone marrow by the usual air-drying technique according to Ford & Hamerton (1956). Slides were stained with 4% Giemsa in phosphate buffer with pH = 7.0. C-banding was obtained according to Sumner (1972). The chromosomal data on *D. harringtoni* from Ambo area (08°56'N 37°58'E, 2000 m a.s.l.) was courteously contributed by Dr. N.Sh. Bulatova.

Morphometry: External body measurements (L – head-body length, C – tail length, Pl – hind foot length without claws, Au – ear length) and weight (W) were recorded from the specimen labels. On each skull twenty one craniometrical and dental dimensions were measured using a digimatic calliper: condylobasal length (Cb), length of nasals (LoNos), length of frontals (LoFr), length of parietals (LoPar), length of anterior palatal foramen (LoFIn), length of diastema (LoDia), length of maxillary toothrow (LoM^{1-3}), greatest breadth of nasals (LaNos), zygomatic breadth (LaZig), width of ramus superior of processus zygomaticus ossis maxillaris (Lars), width of the zygomatic arch (Laaz), interorbital breadth (LaIor), height of braincase with auditory bulla (H-1 Kr), height of braincase without auditory bulla (H-2 Kr), length of mandibula (LoMd), length of mandibular toothrow (LoM_{1-3}), length of auditory bulla (Bull), greatest breadth of the first upper molar (M^1Br), greatest breadth of braincase (BRCA), depth of upper incisor (DINC), breadth of upper dental arch = breadth across M^1s (BM^1s). Based upon the degree of tooth wear, specimens were grouped into five age classes: 1) juveniles, 2) sub-adults, 3) young adults, 4) old adults, and 5) seniles. To avoid bias of size changes due to growth, only adult specimens (age classes 3-4) were used for morphometry. Principal component analysis (PCA) was performed on cranial measurements of these age classes of *Desmomys* specimens using the Factor Analysis Module of the statistical package STATISTICA 5.11 from StatSoft, Inc.

Results

Chromosomal data

Since the first karyotypic description of *D. harringtoni* based on the study of 21 specimens from Ambo (Orlov & Bulatova 1986, 1997) three more localities were examined, Addis-Ababa (Baskevich et al. 1995), Sululta and Menagesha (Capanna et al. 1996). In total, 28 specimens have been analyzed and their species attribution to *D. harringtoni* was confirmed. The chromosomal data on this species reported until present coincide in diploid number 2n=52 and slightly differ in the number of bi-armed elements (eleven or twelve pairs). In the karyogram constructed (Fig. 2b), there are 5 larger pairs of bi-armed autosomes and 7 lesser ones, i.e. 12 in total, as well as a large submetacentric X-chromosome. The Y-chromosome is a small metacentric. The rest 13 pairs are acrocentric. The presence of a heterochromatic short arm in several autosome pairs and in the X-chromosome is an important characteristic feature of the karyotype of *D. harringtoni* (Fig. 3b). A variation in the number of autosomes carrying a heterochromatic short arm (from 6 to 9 pairs) is indicated for several populations. This may be associated with the mentioned above variation in proportion of the bi-armed and single-armed elements.

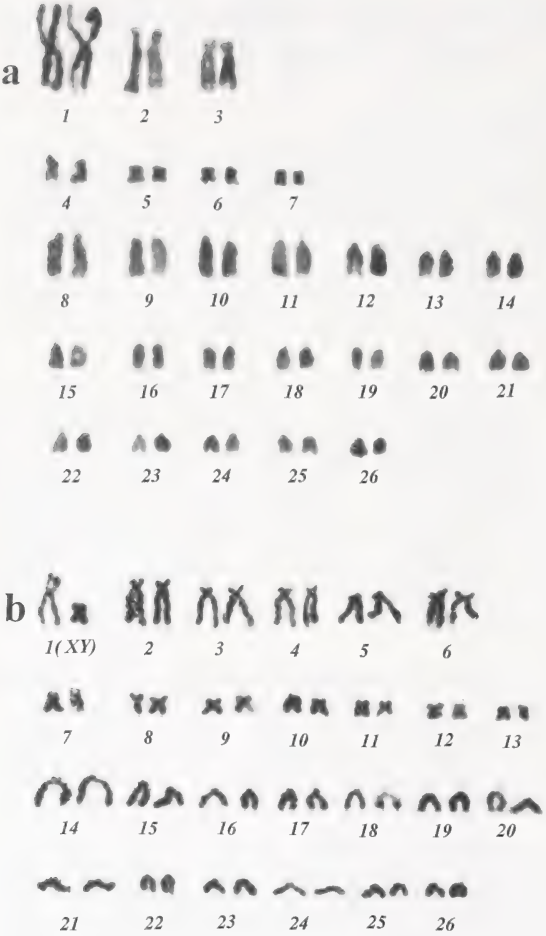


Fig. 2. Routine staining of the chromosomes of (a) *D. yaldeni* n. sp. (ZMMU S-167311, female holotype), and (b) *D. harringtoni* (Ambo area, male).

A single examined specimen of *Desmomys* n. sp. (adult female) has the same diploid number, 2n=52. However, several distinctive features were revealed in respect of morphology of its autosomes and putative heterochromosomes, though the latter could not be unequivocally identified in a single female. The karyotype comprises only 7 pairs of bi-armed elements, including four small pairs, two – large and one – extra large in size. The number of acrocentrics amounts to 19 pairs (Fig. 2a). The largest metacentrics may be regarded as the sex XX pair. A striking difference of this karyotype from that of *D. harringtoni* is connected with the absence of short heterochromatic arms in any pair of autosomes. A conventional procedure of C-staining revealed only centromeric blocks of heterochromatin (Fig. 3a).

Certain conclusions can be made from the comparison of these two distinct karyotypes. Although the homology of arms could not be formally proved due to the lack of G-banding data at present we suppose that most of euchromatic arms of the two 52-chromosome karyotypes are homeologous. Thus, the bi-armed pairs no. 2–7 of *Desmomys* n. sp. well match some of bi-armed autosomes of *D. harringtoni*. Three other bi-armed large elements of the latter species might correspond to acrocentrics present in *Desmomys* n. sp. Either amplification of heterochromatin or elimination of heterochromatic arms might be responsible for transformation of karyotypes in this case. The morphological differences between small autosomes of the two karyotypes may be explained in a similar way. The rearrangement in the X-chromosomes remains unclear, although some alterations in content of heterochromatin must have taken place here as well. Anyway, the distinct karyological characteristics found in *Desmomys* n. sp. undoubtedly confirm its full species rank.

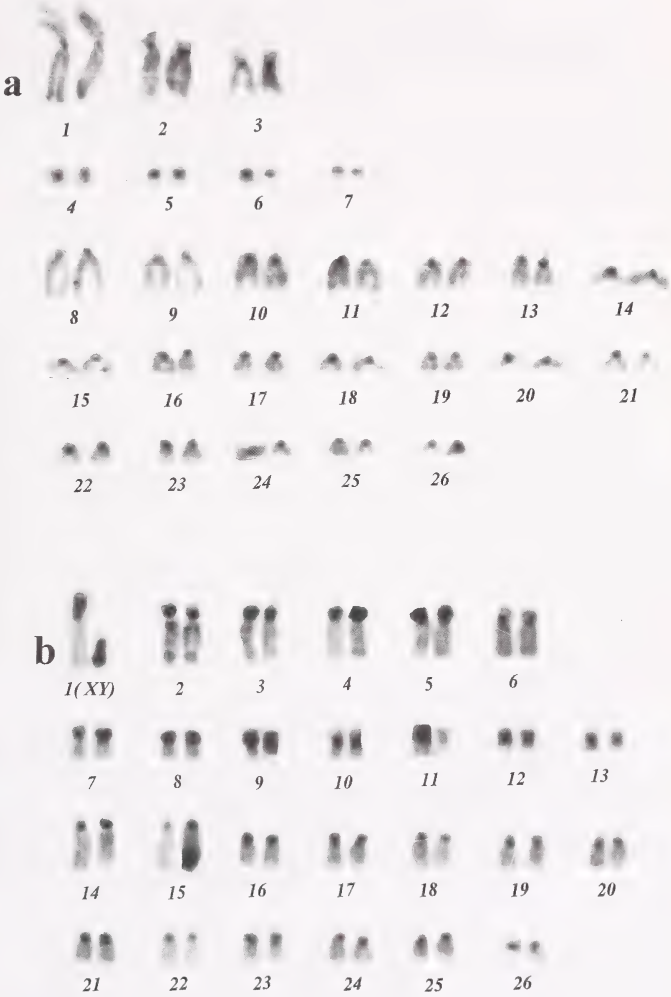


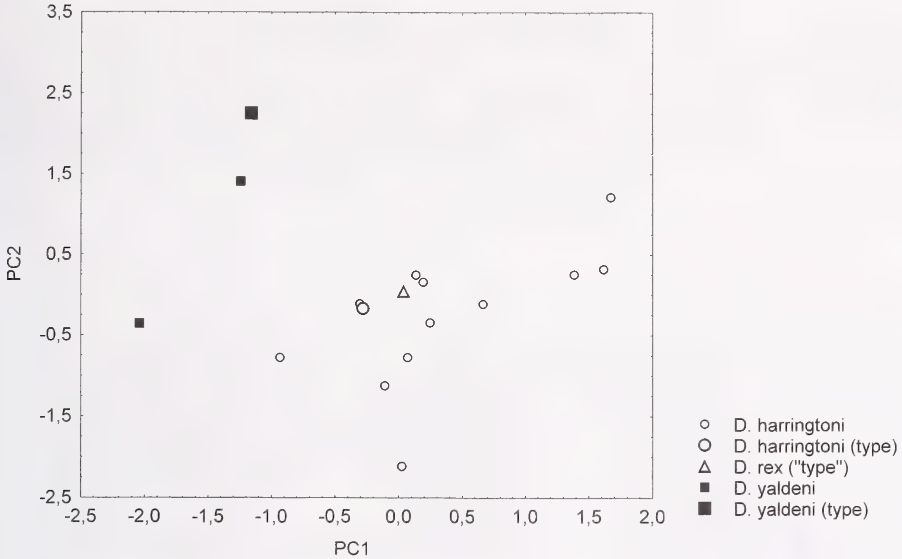
Fig. 3. C-banding of the chromosomes of (a) *D. yaldeni* n. sp. (ZMMU S-167311, female holotype) and (b) *D. harringtoni* (Ambo area, male).

Multivariate craniometry

In this analysis only 12 cranial measurements (Table 1) were included to maximize the number of specimens, especially in the sample of *Desmomys* n. sp. The first two principal components accounted for 52.99 % and 16.62 % of the total variation, respectively. Projection of exemplars on the first two components, accounting for 69.61 % of overall variation, is depicted in Figure 4. All variables have positive loadings on principal component 1 ranging between 0.003 and 0.141, indicating that this component can be interpreted as a variant of size dimension (Table 2). Principal component 2 is characterized by positive correlation with the length and width of nasals and the width of ramus superior of processus zygomaticus ossis maxillaris (loadings $\geq$ 0.20) contrasted by negative correlation

Table 1. Comparisons of measurements (mm), and weight (g) among species of *Desmomys*. The means plus or minus one standard error, range (in parentheses), and number of specimens are listed for each measurement. Only measurements marked with * were retained for the Principal Components Analysis. See text for abbreviations of measurements.

Measurement	*D. yaldeni*		*D. harringtoni*
	Holotype	Ethiopia (Including holotype)	Ethiopia
W	49.0	47.0±2.0 (45–49) 2	71.6±3.5 (50–100) 15
L	132.0	124.50±7.50 (117.0–132.0) 2	128.29±2.68 (110.0–155.0) 21
C	141.0	143.00±2.00 (141.0–145.0) 2	128.50±2.61 (105.0–150.0) 18
Pl	29.00	28.00±1.00 (27.0–29.0) 2	27.43±0.25 (25.0–30.0) 23
Au	17.50	17.75±0.25 (17.5–18.0) 2	18.41±0.34 (14.0–21.0) 22
Cb	28.83	27.92±0.91 (27.01–28.83) 2	30.17±0.49 (28.11–32.10) 9
* Lo Nos	12.02	11.42±0.47 (10.49–12.02) 3	12.44±0.22 (11.21–13.95) 14
* Lo Fr	10.90	10.62±0.14 (10.45–10.90) 3	11.64±0.21 (10.13–13.05) 14
Lo Par	4.97	4.89±0.09 (4.80–4.97) 2	5.65±0.11 (5.07–6.53) 13
* Lo FIn	6.06	5.96±0.18 (5.61–6.20) 3	6.40±0.10 (5.67–7.04) 14
* Lo Dia	8.03	7.70±0.22 (7.29–8.03) 3	8.19±0.12 (7.50–9.12) 14
* Lo M^{1-3}	5.92	5.95±0.05 (5.88–6.05) 3	6.63±0.06 (6.02–6.96) 14
* La Nos	3.90	3.71±0.13 (3.47–3.90) 3	3.89±0.09 (3.45–4.63) 14
La Zig	15.44	14.78±0.67 (14.11–15.44) 2	15.82±0.17 (15.25–16.83) 10
* La rs	1.25	1.05±0.12 (0.85–1.25) 3	0.92±0.03 (0.75–1.15) 14
* La az	1.20	1.10±0.05 (1.05–1.20) 3	1.24±0.03 (1.09–1.50) 14
* La Ior	4.50	4.47±0.05 (4.37–4.55) 3	4.69±0.10 (4.19–5.60) 14
H-1 Kr	10.77	10.51±0.26 (10.25–10.77) 2	11.13±0.17 (10.22–11.64) 8
H-2 Kr	8.50	8.45±0.05 (8.40–8.50) 2	9.27±0.13 (8.75–9.65) 7
Lo Md	17.60	16.92±0.61 (15.70–17.60) 3	18.59±0.23 (17.30–19.92) 13
* Lo M_{1-3}	5.19	5.34±0.09 (5.19–5.49) 3	6.11±0.05 (5.80–6.34) 14
Bull	5.71	5.44±0.27 (5.17–5.71) 2	5.45±0.08 (5.12–5.85) 11
* M^1 Br	1.69	1.75±0.04 (1.69–1.83) 3	2.02±0.02 (1.91–2.14) 14
BRCA	12.91	12.79±0.13 (12.66–12.91) 2	13.29±0.10 (12.80–13.78) 12
* DINC	1.44	1.41±0.04 (1.34–1.45) 3	1.54±0.01 (1.44–1.63) 14
BM^1s	5.24	5.31±0.07 (5.24–5.37) 2	6.19±0.08 (5.92–6.68) 11



Fig, 4. Bivariate scatter plot of relative positions of specimens of *Desmomys* species in the plane of the first two principal components.

with the width of the first upper molar and the mandibular toothrow length (loadings < –0.27) (Table 2). As it can be seen from Fig. 4 *Desmomys* n. sp. and *D. harringtoni* are clearly distinguished in the plain of the first two principal components, both components making a contribution in this separation. The difference between the two species along the first axis reflects larger average size of *D. harringtoni* while the second component isassociated with changes in skull shape.

Table 2. Results of the Principal Components Analysis.

Variable	PC1	PC2
Lo Nos	0.132	0.200
Lo Fr	0.085	–0.117
Lo Fln	0.105	0.107
Lo Dia	0.135	0.172
Lo M^{1-3}	0.141	–0.128
La Nos	0.109	0.247
La rs	0.003	0.370
La az	0.091	–0.086
La Ior	0.118	0.143
Lo M_{1-3}	0.126	–0.271
M^1 Br	0.119	–0.302
DINC	0.139	0.002
Eigenvalue	6.359	1.994
% Variance	52.99	16.62

Description of the new species

Desmomys yaldeni n. sp.

Holotype: Adult female No. S-167311 (collection of the Zoological Museum of the Moscow State University - ZMMU); Sheko Forest, south-western Ethiopia, 07°04'N 35°30'E, 1930 m a.s.l.; March, 20, 1999; collected by L. A. Lavrenchenko, field number 958. Dry skin and skull (Figs 5, 6, 7, 8).

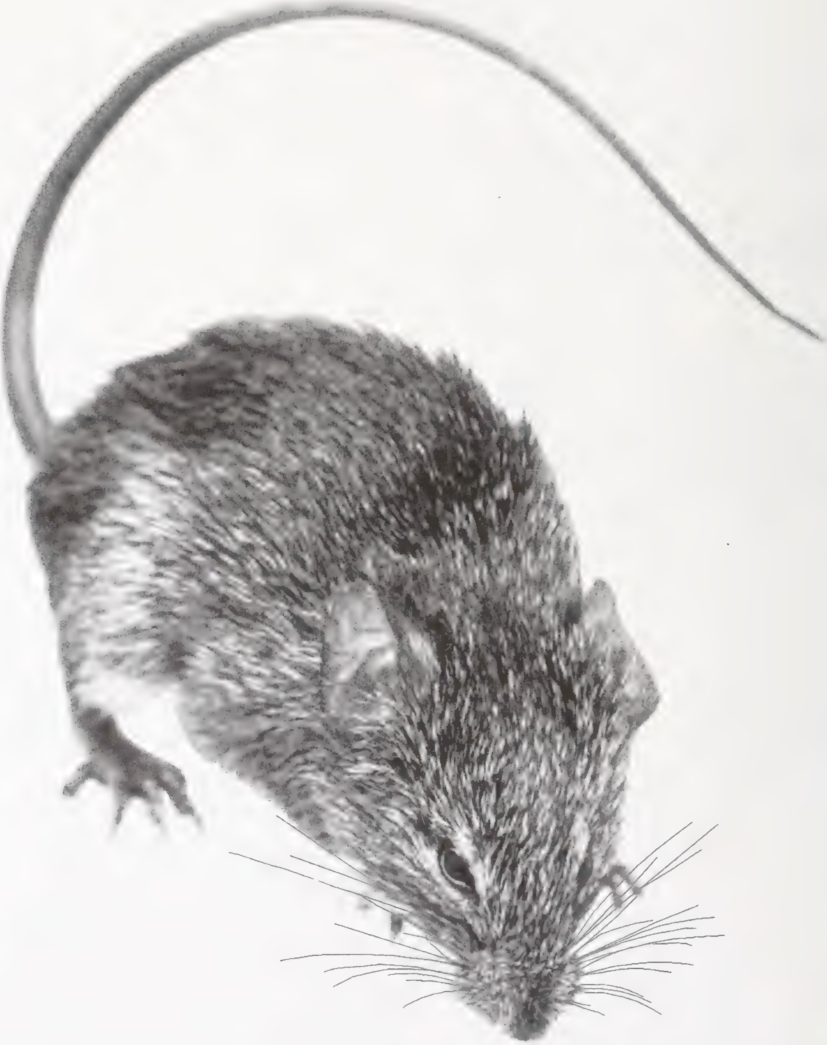


Fig. 5. *Desmomys yaldeni* n. sp. (ZMMU S-167311, holotype).

Paratypes: Another adult female from the same locality No. S-167312 (ZMMU), dry skin and skull; 1 specimen (sex unknown) No. 72.419 (collection of the Natural History Museum, London), 2 km west of Gore, south-western Ethiopia, 08°08'N 35°30'E, 1800 m a.s.l., January, 8, 1971, collected by Largen, Morris & Yalden, field number 89, preserved in alcohol, skull extracted.

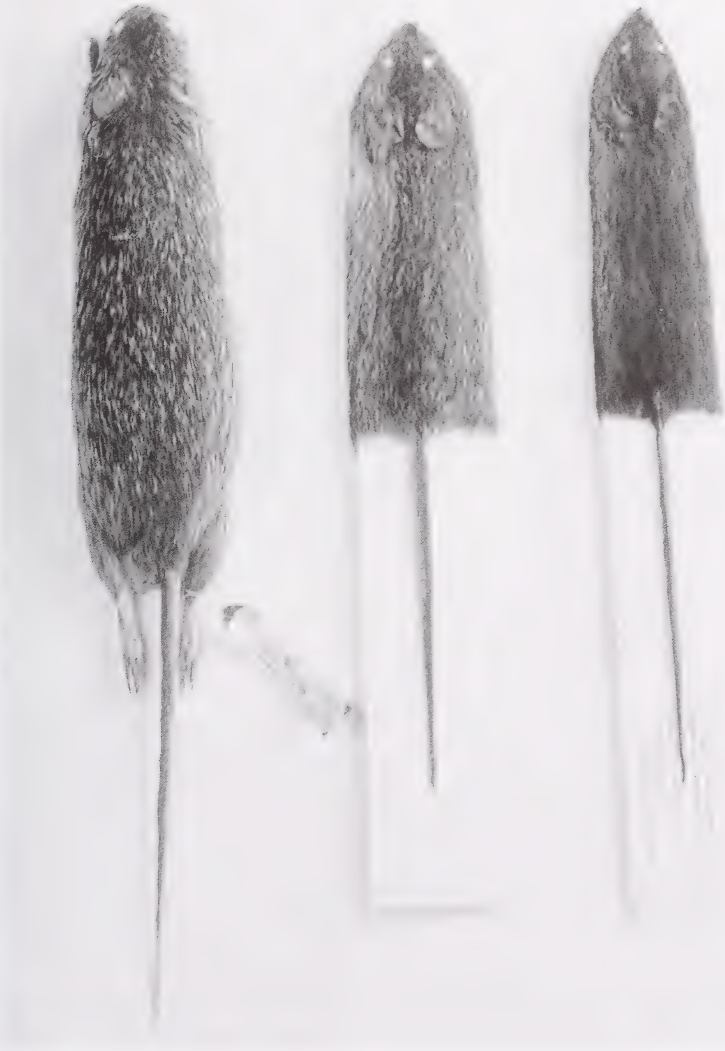


Fig. 6. Dorsal view of skins of *"Desmomys" rex* (BMNH 6.11.1.34, holotype) (left), *Desmomys harringtoni* (ZMMU S-169876) (middle), and *Desmomys yaldeni* n. sp. (ZMMU S-167311, holotype) (right).

Etymology: The author is very pleased to name this new species in honor of Dr. Derek W. Yalden whose numerous articles were a great stimulus and help when our study on Ethiopian small mammals began.

Diagnosis: A typical representative of *Desmomys*. Differs from *D. harringtoni* by darker colouration of shorter dorsal fur, blackish colouration of the dorsal side of hindfeet and shorter and narrower toothrows. Chromosome set: 2n = 52, NFa = 62.

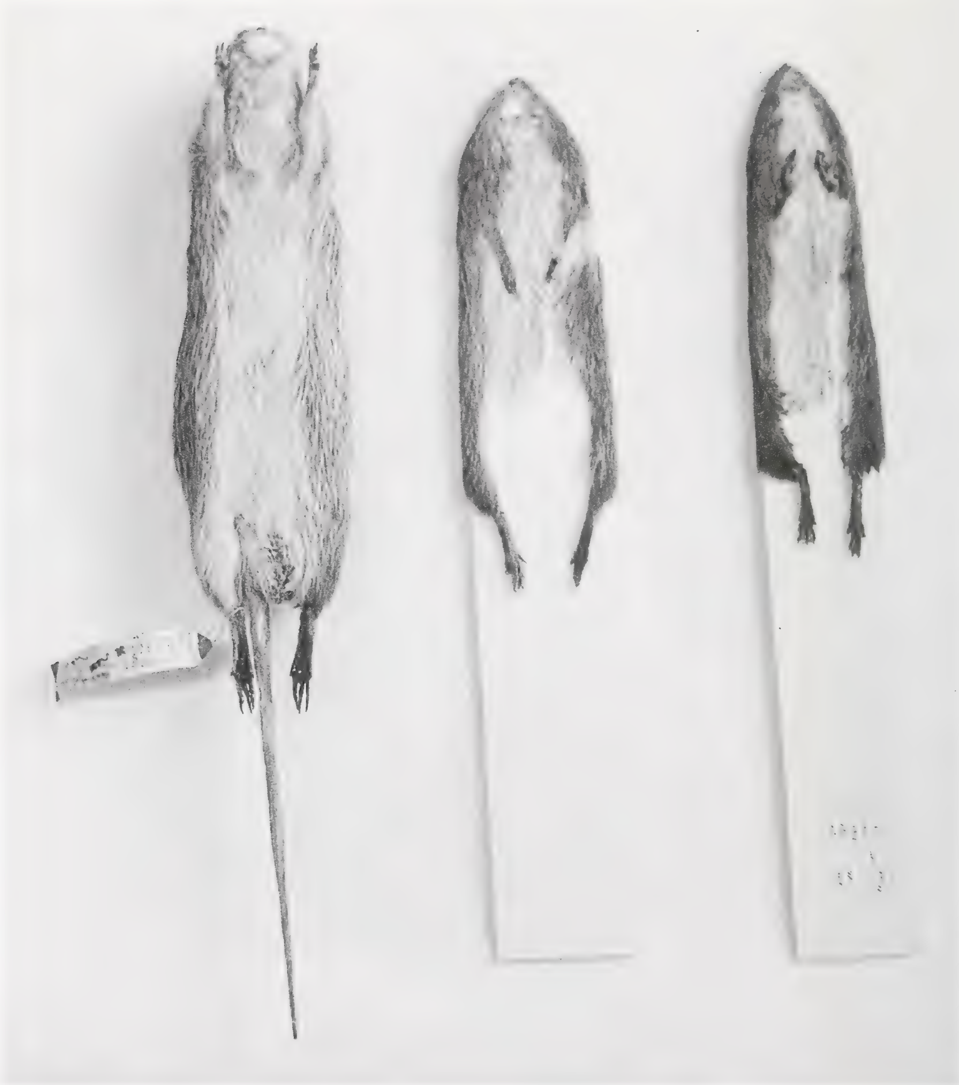


Fig. 7. Ventral view of skins of *"Desmomys" rex* (BMNH 6.11.1.34, holotype) (left), *Desmomys harringtoni* (ZMMU S-169876) (middle), and *Desmomys yaldeni* n. sp. (ZMMU S-167311, holotype) (right).

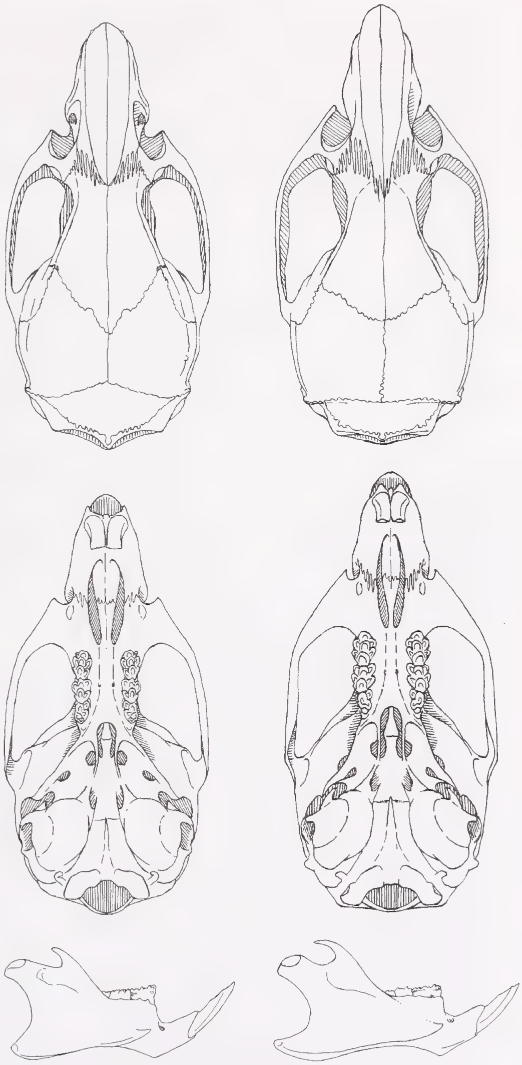


Fig. 8. Views of skull and mandible of *Desmomys yaldeni* n. sp. (ZMMU S-167311, holotype) (left) and *Desmomys harringtoni* (ZMMU S-165982) (right).

Description: The hairs of the dorsal fur of *Desmomys yaldeni* n. sp. measure 11 mm in average (vs. 16 mm in *D. harringtoni*). The colouration of the dorsal region is dark brownish-agouti; the directed hairs are bicoloured with grey basal third and black terminal two-thirds (in *D. harringtoni* those have grey basal half and black terminal half). The guard hairs in *D. yaldeni* are grey at base and black in distal half, with a rufous subterminal band, and black tips which produce "speckled" appear-ance. The ventral pelage is whitish with yellowish central longitudinal band, the hairs are grey at the base, white at tip. The underfur of ventral pelage is grey. The ears are blackish, their inner surface is covered with short rufous hairs. The dorsal surface of the forefeet is blackish-rufous, the fingers are black; the dorsal surface of hindfeet is black (in *D. harringtoni* the dorsal surface of the hindfeet is rufous). The claws are blackish. The tail is relatively long (ca. 115% of HB); the hairs are black on the upper tail surface and yellow on the lower surface, however, since they are relatively short the tail does not appear bicoloured (as in *D. harringtoni*). The shape of the skull is similar to the generalized configuration found in both *Pelomys* and *Desmomys* (Fig. 8). The dental pattern is typical of *Desmomys*: upper incisors are ridged (not grooved as are those of *Pelomys*), ridge-like cusp t9 connects central cusp t8 with labial cusp t6 on the first and second upper molars, ridge-like cusp t7 is present on the second upper molar and cusp t5 on the third upper molar is enlarged.

On average, the new species is smaller than *D. harringtoni* (Table 1). The differences are statistically significant for the following cranial measurements: LoM^{1-3}, LoM_{1-3}, M^1Br, BM^1s ($p < 0.001$); LoMd, DINC ($p < 0.01$); LoFr, LoPar, LaZig, H-2 Kr ($p < 0.05$).

Distribution: The new species has been found in two localities of south-western Ethiopia: the Sheko Forest (07°04'N 35°30'E, 1930 m a.s.l.) and the vicinities of Gore (08°08'N 35°30'E, 1800 m a.s.l.). We failed to trap *D. yaldeni* in forested site adjacent to the former locality – the Dishi area of the Godare Forest (07°21'N 35°13'E, 1200 m a.s.l.) which is, however, situated at a lower altitude. It remains possible that the currently known species range is incomplete. Nevertheless, we suppose, that it is extremely limited.

Habitat: Two specimens of *D. yaldeni* reported here were captured in disturbed humid afromontane forest with notable abundance of parasitic *Ficus* and undergrowth dominated by *Coffea arabica*. Probably, the well-circumscribed elevational limit is apparently related to factors associated with vegetational communities. Nevertheless, accurate habitat requirements of *D. yaldeni* remain unclear.

Faunal associates: During the trapping session in the Sheko Forest from 19–27 March 1999 that yielded two specimens of *D. yaldeni*, the following seven other rodent species were also collected: *Dendromus melanotis* A. Smith, 1834, *Lophuromys chrysopus* Osgood, 1936, *Lophuromys* cf. *sikapusi* (Temminck, 1853) (the first finding in Ethiopia), *Praomys albipes* (Ruppell, 1842), *Mus mahomet* Rhoads, 1896, *Lemniscomys macculus* (Thomas & Wroughton, 1910) and *Otomys* sp.

Notes on *"Desmomys" rex*

The results of our study of *"Desmomys" rex* type specimen (skin – BMNH 6.11.1.34) support the conclusion of Musser & Carleton (1993) that it is a member of *Mylomys*. The general colouration pattern corresponds to that of *M. dybowskii* (Pousargues, 1893), being much more dull than in all studied specimens of the latter species from BMNH. External measurements of the type specimen (taken from the label: HB=212, Tl=175, Hf=36, Ear=22) are near the upper limits or slightly extend those in *M. dybowskii*. A large scrotum indicates that the type skin belonged to an old adult individual (Fig. 7). More surprisingly, the collection of type specimens in BMNH contains a *Desmomys*-like skull with the label carrying the name of Zaphiro as the collector and the same field number (101) as the skin of the type of *Desmomys rex*. The handwriting on the label for the latter as well as the colour of ink fully correspond to those on the label for the considered skull. However, a note "cannot be correct" was made later on the original label, presumably by Thomas as it is suggested by J. M. Ingles on a newer label dated 9 August 1978. This second label states the following: "? Skull of 6.11.1.34 (coll. No.101 Zaphiro). Type: ***Desmomys rex*** Thomas. Original label marked by O. Thomas "can not be correct" & original description states that skull was missing. This skull apparently put on one side with other "Duplicates" by Thomas & rediscovered 9 August 1978 by J. M. Ingles". Although the situation with this skull seems quite controversial and perplexing apparently the following conclusion can be drawn. Despite the identity of field numbers (101) the skin and the skull under question cannot belong to the same specimen since the latter is indistinguishable from the typical skulls of *D. harringtoni* (see the results of PCA – Fig. 4) while the skin is very similar to those of *Mylomys* (Fig. 6, 7) which is characterized by the skull of significantly larger size. Hence, the skull (BMNH 6.11.1.34) should not be attributed to the type specimen of *D. rex*. The species name "*rex*" by no means refers to the genus *Desmomys*.

Furthermore, we agree with Yalden et al. (1996) in that there is no reason to doubt the Ethiopian origin of the skin since the skull with which it was originally associated (by mistake) belongs to an Ethiopian endemic. We failed to trap any *Mylomys* in the Middle Godjeb Valley (07°15'N 36°47'E, 1220 m a.s.l.) adjacent to the type locality of *D. rex* where a rich savanna fauna comprising six rodent and three crocidurine species was found during the trapping session (79 trapped small mammals) in March (15–20) 1998. Nevertheless, a possibility for the existence, at least in the past, of a population of *Mylomys* in that area should not be discounted; an analogous example of enigmatic Ethiopian murid known only from the holotype is *Nilopegamys plumbeus* Osgood, 1928 (Kerbis Peterhans & Patterson 1995). It is quite possible, that this putative population isolated from the main range of *Mylomys* represents a distinct taxon *M. rex* because the type slightly differs from typical *M. dybowskii* in size and pelage colouration.

Discussion

For the present we recognize two distinct species of the genus *Desmomys*, both of them are endemic to Ethiopia and can be distinguished on the basis of external morphology, cranial measurements and karyotypes. The first species, *D. harringtoni*, is widely distributed throughout the most part of the country (Fig. 1) being found both east and west of the Rift Valley, from 1800 to 3300 m a.s.l. (Yalden et al. 1996). The second one, *D. yaldeni*, was found in a restricted forested area of south-western Ethiopia at altitudes of 1800-1930 m a.s.l. (Fig. 1). *D. harringtoni* occurs in a rather wide range of forest and bush habitats, while *D. yaldeni* inhabits only one type of humid afromontane forest, being presumably more stenobiotic. The most characteristic feature of the latter species is relatively shorter and narrower toothrows which can indicate that *D. yaldeni* feeds mainly on invertebrates and/or fruits and berries. Such diet which is rather uncommon for Muridae and a very restricted range of this species can be associated with some specific life style and habitat requirements remaining yet unknown. We can suspect only that *D. yaldeni* is a more specialized forest dweller than its congener. The weak dentition and relatively longer tail (the latter suggesting proficiency in climbing) can be considered as adaptations to such specialization. Anyway, the distribution area of *D. yaldeni* is extremely small, and the rapid destruction of montane forests might threaten this species in the nearest future. Therefore, this new species must be classified as Vulnerable (criterion D-2) in categories of IUCN Red List.

Generally, the discovery of a new mammal species endemic to Ethiopia indicates that the unique fauna of the country is even more rich than it is assumed today and a potential for finding of other unknown mammals in the country is rather high. It has been suggested (Yalden et al. 1996) that Ethiopian forests have an impoverished mammal fauna compared with those of Uganda and Zaire. Our findings of *Desmomys yaldeni* and *Lophuromys* cf. *sikapusi* in the Sheko Forest demonstrate that the diversity of rodent fauna of Ethiopian south-western forests has been underestimated. Furthermore, we might suppose that the newly described *D. yaldeni* has evolved as specialized forest derivative of an exclusively Ethiopian endemic lineage what would support our previous hypothesis about relatively recent origin of Ethiopian forest rodent fauna from aboriginal stocks (Lavrenchenko 2000; Lavrenchenko et al. 1999, 2000, 2001).

An approximate estimate of the timing of divergence between the two extant *Desmomys* species and the reconstruction of their phylogenetic relationships with other African Muridae (including *Pelomys* and *Mylomys* genera) require the application of modern molecular techniques (the study is in progress).

Acknowledgements

I wish to thank Ato Kidanemariam Jembere at the Ethiopian Science and Technology Commission for support in the field work organisation. Dr. A. A. Darkov has coordinated field operations. I am indebted to the Bench Maji Zone Agricultural Office for permission to work in the Sheko Forest, and to the Ethiopian Wildlife Conservation Organisation (EWCO) for permission on export of *Desmomys* specimens. Mr. A.A. Warshavsky and Dr. P.N. Morozov have assisted in collecting specimens for this study. I am also indebted to P. Jenkins (Natural History Museum, London, UK) who allowed me to study the type specimens in her care. Dr. N.Sh. Bulatova made an inestimable contribution to the karyological part of this study. Figure 8 was drawn by Dr. S.V. Kruskop.

The work of author in the Natural History Museum (London) was supported by a Visiting Grant from the Royal Society (London) in 1999. The work was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grants N. 99-04-49169) during the stage of laboratory researches.

References

Allen, G. M. (1939): A Checklist of African Mammals. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard 83: 1–763.

Baskevich, M. I., V. N. Orlov, Afework Bekele, Assafa Mebrate (1995): New data on the karyotypes of Ethiopian small mammals. – In: Sokolov, V. E. (ed.): Theriological investigations in Ethiopia, 58–72. Moscow, Nauka (in Russian with English summary).

Capanna, E., M. V. Civitelli, D. Bizzocco, M. Corti & Afework Bekele (1996): The chromosomes of *Desmomys harringtoni* (Rodentia, Muridae). – Ital. J. Zool. 63: 37–40.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1980): A World List of Mammalian Species. – British Museum (Natural History), London.

Corbet, G. B. & J. E. Hill (1991): A World List of Mammalian Species. 3rd edition. – Oxford University Press, Oxford.

Dieterlen, F. (1974): Bemerkungen zur Systematik der Gattung *Pelomys* (Muridae; Rodentia) in Äthiopien. – Z. Säugetierkunde 39: 229–231.

Ellerman, J. R. (1941): The families and genera of living rodents. Vol. II. Family Muridae. – British Museum (Natural History), London.

Ford, C. E. & J. L. Hamerton (1956): A colchicine hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes. – Stain Technology 31: 247–251.

Güttinger, R., L. Leumann, M. Getahun, J. Simmen & M. Wust (1998): The actual situation of several small mammal species in the Park area. – In: Nievergelt, B., T. Good & Güttinger, R. (eds.): A Survey on the Flora and Fauna of the Simen Mountains National Park, Ethiopia. Special issue of Walia: Journal of the Ethiopian Wildlife and Natural History Society: 64–73.

Kerbis Peterhans, J. C. & B. D. Patterson (1995): The Ethiopian water mouse *Nilopegamys* Osgood, with comments on semi-aquatic adaptation in African Muridae. – Zool. J. Linn. Soc. 113: 329–349.

Lavrenchenko, L. A. (2000): The mammals of the isolated Harenna Forest (southern Ethiopia): structure and history of the fauna. – In: Rheinwald, G. (ed.): Isolated Vertebrate Communities in the Tropics. – Bonn. zool. Monogr. 46: 223–231.

Lavrenchenko, L. A., A. N. Milishnikov, V. M. Aniskin & A. A. Warshavsky (1999): Systematics and phylogeny of the genus *Stenocephalemys* Frick, 1914 (Rodentia, Muridae): a multidisciplinary approach. – Mammalia 63: 475–494.

Lavrenchenko, L. A., A. N. Milishnikov & A. A. Warshavsky (2000): The allozymic phylogeny: evidence for coherent adaptive patterns of speciation in Ethiopian endemic rodents from an isolated montane massif. In: Rheinwald, G. (ed.): Isolated Vertebrate Communities in the Tropics. – Bonn. zool. Monogr. 46: 245–253.

Lavrenchenko, L. A., S. G. Potapov, V. S. Lebedev & A. P. Ryskov (2001): The phylogeny and systematics of the endemic Ethiopian *Lophuromys flavopunctatus* species complex based upon random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis. – Biochem. Syst. Ecol. 29: 1139–1151.

Musser, G. G. & M. D. Carleton (1993): Family Muridae. – In: Wilson, D. E. & D. M. Reeder (eds.): Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference, 501–756. Smithsonian Institution Press, Washington and London.

Orlov, V. N. & N. Sh. Bulatova (1986): [Infrageneric variations of structural heterochromatine of African rats (Rodentia, Muridae).] – Dokl. Akad. Nauk SSSR 288: 996–998 (in Russian).

Orlov, V. N. & N. Sh. Bulatova (1997): Endemic rodents of the Ethiopian plateaux: their karyology and possible relationships. – In: Ulrich, H. (ed.): Tropical biodiversity and systematics, 125–128. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn.

Rupp, H. (1980): Beiträge zur Systematik, Verbreitung und Ökologie äthiopischer Nagetiere: Ergebnisse mehrerer Forschungsreisen. - Saugetierk. Mitt. 28: 81–123.

STATSOFT, Inc., 1998. – Statistica for Window. Tulsa, OK.

Sumner, A. T. (1972): A simple technique for demonstrating centromeric heterochromatin. – Exp. Cell. Res. 75: 304–306.

Thomas, O. (1906): New mammals collected in north-east Africa by Mr Zaphiro, and presented to the British Museum by W. N. Mc Milan, Esq. – Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 7) 18: 300–306.

Thomas, O. (1916): On the rats usually included in the genus *Arvicanthis*. – Ann. Mag. Nat. Hist. (Ser. 8) 18: 67–70.

Yalden, D. W. & M. J. Largen (1992): The endemic mammals of Ethiopia. – Mamm. Rev. 22: 115–150.

Yalden, D. W., M. J. Largen & D. Kock (1976): Catalogue of the mammals of Ethiopia. 2. Insectivora and Rodentia. – Mon. Zool. It. (NS), suppl. 8: 1–118.

Yalden, D. W., M. J. Largen, D. Kock & J. C. Hillman (1996): Catalogue of the mammals of Ethiopia and Eritrea. 7. Revised checklist, zoogeography and conservation. – Trop. Zool. 9: 73–164.

Dr. Leonid A. Lavrenchenko, Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninskii, 33, 117071 Moscow, Russia.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 4	S. 329–345	Bonn, Januar 2003

Praomys petteri: une nouvelle espèce des Muridae africains (Mammalia, Rodentia)

E. Van der Straeten, E. Lecompte & C. Denys

Abstract. A systematic revision of the *Praomys tullbergi* complex is presented. Morphological and morphometrical analyses allow to identify a new species in this complex, described herein as *Praomys petteri*, which is distributed in the Central African Republic, in Cameroon and in the Republic of Congo. The study also allows to clarify the problem of the correct allocation of the taxon *lukolelae*. The results of our morphological analyses are congruent with previous and current molecular and cytogenetical studies.

Key words. Muridae, Africa, taxonomy, new species.

Introduction

La systématique des rongeurs Muridae africains a révélé ces dernières années la présence d'un très grand nombre d'espèces «jumelles» qui présentent une forte différentiation génétique et une faible divergence morphologique (Taylor 2000). Parmi ces dernières, on trouve des formes du genre *Praomys* (Rodentia, Muridae) largement répandu en Afrique tropicale, dans les blocs forestiers, de plaine ou de montagne. Les espèces de ce genre préfèrent les biotopes fermés (forêt primaire) à semi-ouverts (forêt dégradée, forêt galerie, lisière, friches). La situation systématique de ce genre est très confuse en particulier en ce qui concerne son contenu spécifique. Le genre *Praomys* comprend d'après Musser & Carleton (1993) 9 espèces, une dixième espèce *P. degraaffi* a été récemment décrite en Afrique centrale (Van der Straeten & Kerbis-Peterhans 1999) et de nombreuses formes restent certainement à décrire ou à redéfinir. C'est en particulier le cas des populations du Cameroun, Congo et RCA, nommées tour à tour *P. morio* (Petter 1965; Matthey 1965), *P. lukolelae* (Petter 1975; Granjon 1991; Genest-Villard 1980; Chevret et al. 1994) puis considérées par Musser & Carleton (1993) comme une espèce non décrite de *Praomys*. Van der Straeten & Dudu (1990) reconnaissent 4 différents groupes d'espèces au sein du genre *Praomys*: le complexe *jacksoni*, le complexe *tullbergi*, le complexe *delectorum* et le complexe *lukolelae*. Musser & Carleton (1993) ont placé les 3 spécimens de la série-type de *lukolelae* au sein du genre *Malacomys*.

Dans ce travail, nous présentons les résultats de l'étude morphologique et biométrique des espèces d'Afrique occidentale et centrale du complexe *tullbergi* et nous faisons le point sur leur systématique.

Revue des travaux antérieurs

En 1939, Allen signale au sein du genre *Praomys* quatre espèces: *P. jacksoni* (Ouganda), *P. tullbergi* (Ghana), *P. morio* (Mont Cameroun) et *P. taitae* (Kenya). Parmi l'espèce *tullbergi* il retient 3 sous-espèces qui seront réhabilitées au rang d'espèce par les travaux ultérieurs de cytogénétique, de morphologie et de morphométrie. C'est le cas pour *P. rostratus* réhabilité par Van der Straeten & Verheyen (1981). Par contre, la sous-espèce *lukolelae* sensu Allen est devenue une espèce du genre *Malacomys* (Musser & Carleton 1993). Entre temps, Matthey (1958) caractérise un spécimen de *P. tullbergi* de Côte d'Ivoire par un nombre diploïde de 2N=34 et un spécimen de *P. jacksoni* du Congo à 2N=28 (Matthey 1959), confirmant ainsi leur statut spécifique.

Sur la base d'une ressemblance morphologique avec le type de *P. morio*, Petter (1965) attribue à cette espèce des spécimens de RCA. Ainsi, le nom «*morio*» est utilisé pour définir des spécimens du Cameroun (localité type) et de Centrafrique. Mais Matthey (1965) caryotype un «*morio*» de Centrafrique qui est caractérisé par 2N=42, NFa=62 et en 1970 un «*P. morio*» de Bioko possédant un nombre diploïde de 2N=34, NFa=32. Il en déduit que la différence chromosomique est telle que ces deux spécimens ne peuvent pas être conspécifiques.

En 1970, Eisentraut a réalisé des essais de croisement entre des spécimens de *P. morio* du Cameroun et de Bioko avec des *P. tullbergi*, des *P. jacksoni* du Congo et des «*morio*» de République Centrafricaine. Ces différents croisements n'ont donné aucun hybride. Ce résultat confirme ceux de Matthey, soit que *P. morio* et le *Praomys* de RCA à 42 chromosomes sont bien des espèces différentes et que par ailleurs *P. tullbergi* et *P. jacksoni* sont des espèces valides et différentes de *P. morio*.

Les spécimens de RCA, attribués à «*morio*» se révèlent donc appartenir à une autre espèce. C'est ainsi qu'en 1975 Petter rattache les spécimens centrafricains à 42 chromosomes ainsi que ceux du Congo et du Cameroun à la sous-espèce «*lukolelae*» décrite par Hatt (1934), en se référant à la ressemblance morphologique des spécimens avec la description de Hatt. En 1934, Hatt a décrit *lukolelae* comme une sous-espèce de *Praomys tullbergi* de République Démocratique du Congo à partir de spécimens provenant de la rive gauche du fleuve Congo. Granjon (1991) nomme des spécimens du Congo «*P. lukolelae*», se référant à la détermination de Petter (1975).

En 1993, Musser & Carleton placent les trois spécimens types de *P. lukolelae* décrits par Hatt dans le genre *Malacomys* et proposent de placer les individus de RCA nommés par Petter dans une nouvelle espèce de *Praomys*, sans en donner la description. Récemment, de nouveaux spécimens de *Malacomys lukolelae* ont été récoltés à Kikwit (Leirs et al. 1999). A partir de l'étude des collections récentes réalisées en Afrique centrale, il semblerait que la distribution de *Malacomys lukolelae* soit restreinte à la région forestière au sud du fleuve Congo, soit la rive gauche.

Les spécimens de RCA et du Congo, récoltés sur la rive droite du fleuve Congo, nommés *lukolelae* n'appartiennent donc pas à cette espèce, mais à une nouvelle espèce qu'il convient de décrire ici.

Matériel et méthodes

Nous suivrons ici la classification proposée par Musser & Carleton (1993).

Pour cette étude, nous avons étudié respectivement 195 et 50 spécimens de *Praomys* et de *Malacomys* des musées, institutions et collections publiques et privées suivantes: American Museum of Natural History, New York (AMNH); Carnegie Museum of Natural History, Pittsburgh (CM); Centers for Disease Control and Prevention, Atlanta – WHO (CDC) (voir Leirs et al. 1999); Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH); Koninklijk Museum voor Midden Afrika, Tervuren (KMMA); Muséum d'Histoire Naturelle, Genève (MHNG); Muséum

National d'Histoire Naturelle, Paris (MNHN); National Museum of Natural History, Washington DC (USNM); Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart (SMNS); Departement Biologie, Universiteit Antwerpen (RUCA); Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK) et A. Dudu (DUD) de la République Démocratique du Congo.

Les spécimens suivants ont été utilisés: ***Praomys petteri***. – Voir la liste des holotype et paratypes ci-dessous. ***Praomys misonnei***. – République Démocratique du Congo: Batiabongena (DUD 69, 95, 305, 379, 431, 440, 513, 515, 532, 544, 545, 6145, 1052, 1804, 1861, 2216, 2225, 2556, 2584, 2596, 3088, 4354, 4355, 4390); Irangi (SMNS 10555 holotype). ***Praomys rostratus***. – Côte d'Ivoire: Adiopodoumé (KMMA 80.009M0074–80.009M0077, 80.009M0079–80.009M0082, 80.009M0084–80.009M0099, 80.009M0101, 80.009M0105, 80.009M0107–80.009M0114, 80.009M0116–80.009M0118, 80.009M0123–80.009M0139, 80.009M0157–80.009M0159, 80.009M0161, 80.009M0164, 80.009M0166, 80.009M0168–80.009M0171, 80.009M0173–80.009M0177, 80.009M0180–80.009M0188, 80.009M0190–80.009M0192, 80.009M0195, 80.009M0196); Liberia: Mont Koffee (USNM 83836 holotype). ***Praomys tullbergi***. – Côte d'Ivoire: Adiopodoumé (KMMA 80.009M0002, 80.009M0003, 80.009M0005, 80.009M0006, 80.009M0008, 80.009M0010, 80.009M0011, 80.009M0013, 80.009M0018, 80.009M0019, 80.009M0021–80.009M0025, 80.009M0028, 80.009M0030, 80.009M0032, 80.009M0033, 80.009M0035–80.009M0038, 80.009M0040, 80.009M0047, 80.009M0052, 80.009M0055, 80.009M0063, 80.009M0067, 80.009M0068, 80.009M0070); Lac Lallié (KMMA 989); Lamto (KMMA 1268, 1342). ***Malacomys lukolelae***. – République Démocratique du Congo: Kakoi (CDC 1400, 1403, 1406, 1481, 1529–1531, 1685, 1692, 2000, 2226, 2227); Lukolela (AMNH 86811 holotype, 868154, 86823); Mbwambala (CDC 126, 175, 305, 437, 576, 1118, 1122, 2037, 2038, 2096, 2137, 2219, 2353, 2425, 2540); Menga (CDC 1893). ***Malacomys verschureni***. – République Démocratique du Congo: Epulu (AMNH 548800, FMNH 149556); Irangi (SMNS 45105, 45106, 45235, 45239, 45240, 45243, 45246, 45248, 45819, 45820, 45821 45825, 45826, 45872); Mamiki (KMMA 8211M1 holotype); Tandala (USNM 537865).

Praomys morio n'a pas été utilisé pour la comparaison puisque cette espèce a une aire de distribution très restreinte. Cette espèce, apparentée à *Praomys tullbergi* (Lecompte et al. 1999; Van der Straeten en prép.) est seulement trouvée sur le Mont Cameroun au dessus de 1000 mètres et sur les sommets de Bioko (au dessus de 1200 mètres). De même, *P. hartwigi* n'a pas non plus été utilisé dans cette étude pour la même raison que précédemment: cette espèce est uniquement connue des Monts Oku au Cameroun et des Monts Gotel au Nigeria. Les spécimens de Pointe Noire (Congo) et du Gabon attribués dans les collections du MNHN à «*P. lukolelae*» n'ont pas été incorporés dans ce travail (Van der Straeten en prép.).

La nomenclature dentaire est adaptée de Michaux (1971). Par convention les molaires supérieures sont notées M123/ et les inférieures M/123.

Les méthodes statistiques, les définitions et les descriptions des mesures (voir tableau 1) suivent Van der Straeten & Van der Straeten-Harrie (1977) et Van der Straeten & Dieterlen (1987).

Pour l'analyse canonique (Seal 1964) nous avons utilisé la méthode, la terminologie et les programmes adaptés par Hebrant (1974). Cette analyse maximise la variation entre deux groupes et minimise la variation intra-groupe. Toutes les analyses portent sur 17 mesures crâniennes (Tab. 2) afin d'inclure le plus grand nombre de spécimens. *P. rostratus* a toujours été utilisé car il semble très proche biométriquement de *P. petteri*. Les mesures corporelles externes ont été enregistrées à partir des étiquettes des spécimens. Les spécimens ont été regroupé en classes d'âge en utilisant le degré d'usure des première et deuxième molaires supérieures (Verheyen & Bracke 1966). Ces classes d'âge ont été testées de manière à évaluer leur homogénéité statistique.

Les analyses ont été conduites en quatre étapes successives permettant de répondre à différentes questions concernant la biométrie de *Praomys petteri* parmi les espèces qui lui sont proches. Ainsi, la première analyse a porté sur la comparaison de *P. petteri* avec les espèces du complexe *tullbergi* provenant de Côte d'Ivoire et de République démocratique du Congo. Au total, 183 spécimens ont été utilisés se répartissant comme suit: 42 *P. petteri*, 84 *P. rostratus* (Côte d'Ivoire et l'holotype), 31 *P. tullbergi* (Côte d'Ivoire) et 26 *P. misonnei* (spécimens de Batiabongena, République Démocratique du Congo, et l'holotype). La seconde analyse

Tableau 1. Mesures (en mm) et poids (en grammes) de l'holotype (MNHN 1971–518) et des spécimens adultes de *Praomys petteri* nov. sp. d'Afrique (Cameroun, Congo, République Centrafricaine). Les nombres représentent, respectivement, la taille de l'échantillon, la moyenne, la variance et l'écart type.

Code	**Variable**	**holotype**	**age class 2–3**	**age class 4–7**
W	weight	–	3; 48,0 (41,0–54,0) 6,6	9; 49,3 (40,0–61,0) 6,8
HB	head and body length	115,0	13; 111,7 (73,0–139,0) 17,0	25; 122,5 (99,0–143,0) 10,5
HL	length of tail	145,0	14; 134,2 (99,0–155,0) 16,5	24; 143,3 (100,0–165,0) 12,8
HL+N	length of hind foot + nail	26,0	15; 25,4 (24,0–28,0) 1,1	27; 26,3 (24,0–28,0) 1,4
EL	length of ear	19,0	16; 17,7 (15,0–20,0) 1,5	27; 19,0 (15,0–22,0) 1,6
GRLE	greatest length of skull	34,20	15; 33,06 (31,50–34,40) 0,98	34; 34,62 (30,50–36,70) 1,37
PRCO	prosthion-condylion (condytobasal length)	31,45	16; 30,38 (28,05–31,80) 1,03	35; 32,24 (28,20–34,40) 1,40
HEBA	henselion-basion (basilar length)	26,85	16; 26,18 (23,80–27,85) 0,98	33; 27,81 (26,15–29,65) 1,06
HEPA	henselion-palation (palatilar length)	15,70	16; 15,22 (14,55–16,20) 0,45	35; 16,05 (13,90–17,35) 0,76
PAF	length of palatal foramina	6,90	17; 6,82 (6,10–7,45) 0,34	35; 7,23 (5,95–8,20) 0,50
DIA1	length of diastema	9,90	16; 9,99 (9,45–10,85) 0,38	35; 10,87 (9,15–11,85) 0,69
DIA2	distance between the anterior border of the alveolus of M^1 and the edge of upper incisor	10,75	13; 10,70 (10,25–11,75) 0,43	34; 11,49 (9,80–12,65) 0,70
INT	interorbital breadth	4,85	16; 4,75 (4,40–5,05) 0,16	35; 5,02 (4,65–5,45) 0,22
ZYG	zygomatic breadth on the zygomatic process of the squamosal	15,35	14; 14,97 (13,55–15,95) 0,62	34; 15,61 (14,50–17,15) 0,56
PAL	palate breadth between M^1's	3,45	16; 3,14 (2,75–3,45) 0,22	35; 3,21 (2,85–3,80) 0,21
UPTE	length of upper cheekteeth	5,30	17; 5,12 (4,90–5,30) 0,12	35; 5,07 (4,65–5,50) 0,19
UPDE	breadth of upper dental arch (breadth across M^1's	6,35	16; 6,12 (5,85–6,40) 0,15	35; 6,31 (5,85–6,70) 0,21
M^1	breadth of first upper molar (crown breadth)	1,45	17; 1,46 (1,40–1,55) 0,05	35; 1,44 (1,30–1,55) 0,05
ZYPL	breadth of zygomatic plate	3,85	15; 3,79 (3,40–4,20) 0,23	35; 4,01 (3,40–4,50) 0,25
BNAS	greatest breadth of nasals	3,50	15; 3,48 (3,15–3,75) 0,19	34; 3,73 (3,25–4,35) 0,23
LNAS	greatest length of nasals	13,40	14; 13,33 (12,45–14,05) 0,44	34; 13,84 (11,25–15,05) 0,76
LOTE	length of lower cheekteeth	4,90	13; 4,81 (4,60–5,05) 0,14	35; 4,78 (4,45–5,40) 0,20
CHOA	breadth of choanae (mesopterygoid fossa)	1,60	16; 1,50 (1,20–1,90) 0,20	35; 1,48 (1,10–1,85) 0,19
BUL	length of auditory bulla	4,60	16; 4,61 (4,40–5,00) 0,17	34; 4,63 (4,30–5,00) 0,14
BRCA	braincase breadth	12,80	16; 12,36 (11,65–12,95) 0,37	35; 12,63 (11,80–13,20) 0,32
DIN	depth of incisors	1,65	13; 1,63 (1,50–1,75) 0,07	34; 1,83 (1,65–2,25) 0,16
ROH	rostrum height at anterior border of M^1	7,35	16; 7,27 (6,80–7,65) 0,27	35; 7,89 (6,80–8,80) 0,42
ROB	rostrum breadth of anterior border of zygomatic plate	5,45	16; 5,37 (4,95–6,10) 0,35	35; 5,75 (5,05–6,50) 0,34
PCPA	distance between the extreme points of coronoid process and angular process	–	3; 9,48 (9,35–9,65) 0,15	19; 10,22 (9,70–11,00) 0,38

s'intéresse aux différences entre *P. petteri*, *Malacomys verschureni* et *M. lukolelae*. Cette analyse inclut tous les types et paratypes disponibles. L'échantillon comprend 174 spécimens avec 42 *P. petteri*, 84 *P. rostratus*, 18 *M. verschureni* et 30 *M. lukolelae*. Enfin, les deux dernières analyses éliminent d'abord les spécimens de *M. lukolelae* puis de *M. verschureni*, ceci afin d'obtenir une idée de la séparation entre *P. petteri* et *P. rostratus*. Ainsi la troisième analyse canonique est effectuée sur 144 spécimens tandis que la quatrième a été effectuée à partir de 126 spécimens divisés en trois groupes: 42 *P. petteri* (classes d'âges 2–7), 27 *P. rostratus* (classes d'âges 2–3) et 57 *P. rostratus* (classes d'âges 4–7).

Tableau 2. Vecteurs propres des 17 variables pour les deux premières variables canoniques.

Symbole	1	2
PRCO	0,1864	0,2354
HEBA	0,2565	–0,0429
HEPA	0,6006	0,1686
PAF	–0,2193	0,5006
DIA1	0,3229	–0,1056
INT	0,0551	0,0988
ZYG	0,2723	–0,2411
UPTE	0,2286	0,2863
UPDE	0,2059	0,1850
M^1	0,1159	–0,1846
BNAS	–0,0894	0,2815
LNAS	0,2918	0,1099
LOTE	0,1668	0,3827
BUL	0,1940	–0,0058
BRCA	–0,0380	0,1928
ROH	–0,1210	0,3450
ROB	0,1627	–0,2012

Résultats

Description

Famille Muridae Illiger, 1815

Genre *Praomys* Thomas, 1915

A la différence du genre *Malacomys* (caractérisé ici par son espèce-type), le genre *Praomys* possède 6 tubercules plantaires (contre 5 chez *Malacomys*), des pieds proportionnellement plus courts et plus larges. Le crâne n'est pas très long, le rostre n'est ni étroit ni très allongé. A la différence de *Malacomys*, le foramen incisif est long, il commence, comme chez *Malacomys* à la base des incisives et se termine au niveau des premières molaires supérieures, contre au milieu du maxillaire chez *Malacomys* (au niveau du départ de la branche montante de l'arcade zygomatique). Les bulles tympaniques sont proportionnellement plus grandes chez *Praomys*. On note également des différences importantes dans l'organisation des tubercules dentaires des deux genres. Chez *Malacomys*: la 1$^{\text{ère}}$ molaire supérieure est allongée et étroite, avec des cuspides mal différentiées les unes des autres et non alignées. Les t1 et t4 sont grands, le t3 et t9 sont absents des 1$^{\text{ère}}$ et 2$^{\text{ème}}$ molaires supérieures. Les cuspides du prélobe des molaires inférieures sont mal différentiées, le cingulum postérieur des 1$^{\text{ère}}$ et 2$^{\text{ème}}$ molaires est grand. Il n'y a pas de cuspide cingulaire labiale sur la 1$^{\text{ère}}$ molaire inférieure.

Les particularités génériques décrites pour *Malacomys* ne s'appliquent pas toutes aux espèces *M. verschureni* et *M. lukolelae*. En effet, ces deux taxons possèdent 6 tubercules plantaires, un foramen incisif long comme *Praomys*. Dans les deux espèces on observe sur les molaires supérieures un t9 et parfois un t3 sur la M2/. Ceci confirme les problèmes d'attribution générique de *M. verschureni* et *M. lukolelae*.

Praomys petteri nov. sp. (Fig. 2)

Holotype. – Mâle adulte (classe d'âge 4), peau et crâne, MNHN 1971–518 (numéro original 570), Boukoko (La Maboké), République Centrafricaine, collecté par F. Petter en 1970. Caryotypé par Matthey: 2N=42-44 (aneuploïdie étendue: variation de 42 à 44 (données non publiées)). Les mensurations de l'holotype sont indiquées tableau 1.

Paratypes. – Listés comme suit: localité, nombre total d'individus, sexe et numéro du spécimen associé à l'acronyme du muséum.

République Centrafricaine (17): Boukoko (14), mâle MNHN 1963–587, 1967–1557, 1967–1576, 1971–519 (2N=42, NF=65 (Matthey 1965)), ZFMK 70.146, 92.319, 92.321, 92.322, femelle MNHN 1963–592, 1963–1093, 1967–1581, 1979–113, ZFMK 70.147, 92.320; Ngueguey (3) mâle MHNG 1686.51, 1686.53, femelle MHNG 1686.52.

Cameroun (12): Metet (1), mâle CM 4647; Mieri-Bimba (2), mâle RUCA 2956/0/19, 0/27/10; Nkolbisson (1), mâle MNHN 1970-326; Yaoundé (3) mâle MNHN 1969–111, femelle MNHN 1975–430, 1975–431, Yokadouma (2), mâle MNHN 1952–445, 1952–448; Zoatoupsi (2), mâle MNHN 1983–32, 1983–33; localité inconnue (1) femelle RUCA 2.867.

Congo (24): Béna (4) mâle MNHN 1991–105, 1991–106, femelle MNHNP 1991–107, 1991-108; Kuilele (11) mâle MNHN 1991–432, 1991–435, 1991–436, 1991–437, 1991–440, 1991–441, femelle MNHN 1991–431, 1991–433, 1991–434, 1991–439, 1991–442; M'Bila (1) femelle MNHN 1965–70; Ménengué (1) mâle MNHN 1991-109; Tchissanga (6), mâle MNHN 1991–110, 1991–113, femelle MNHN 1991–104, 1991–111, 1991–112, 1991–115; localité inconnue (1) mâle MNHN 1991–1110.

Diagnose. – *Praomys petteri* est caractérisé par son caryotype 2N=42, NFa=62, le X étant submétacentrique et le Y étant acrocentrique. Nombre de spécimens étudiés pour déterminer le caryotype: 2 individus à 2N=42 et 1 individu à 2N=42-44 (variation due à une aneuploïdie (Matthey, comm. pers.)).

Le nasal de *P. petteri* est plus court (13,67 mm (11,25 – 15,05) n= 49. (moyenne (min – max).

Différences avec les espèces du groupe *tullbergi*. – Cette espèce diffère de *P. tullbergi* par un crâne plus allongé, une taille plus grande, une constriction interorbitaire en amphore, de forme moins anguleuse que *P. tullbergi* et un pied plus long.

Cette espèce diffère de *P. misonnei* par une taille plus importante, un crâne plus allongé et plus étroit.

Cette espèce diffère de *P. rostratus* par un pied plus court et par des valeurs moyennes significativement différentes pour les variables «longueur du foramen palatin», «longueur du diastème», «largeur zygomatique au niveau du processus zygomatique du squamosal», «largeur de la boîte crânienne» et «hauteur du rostre au niveau du bord antérieur des premières molaires supérieures». *Praomys petteri* et *Praomys rostratus* possèdent par ailleurs des répartitions géographiques disjointes.

Cette espèce diffère de *Malacomys lukolelae*, avec laquelle elle a été un moment considéré comme conspécifique, par un pied plus court et des oreilles plus petites. Le patron dentaire de *P. petteri* diffère de celui de *M. lukolelae* par la présence d'un t3 sur la M1/ différencié du t2. La constriction interorbitaire de *M. lukolelae* est plus étroite que celle de *P. petteri* ainsi que la longueur du diastème.

Cette espèce diffère de *Malacomys verschureni* par un pied plus court, des oreilles plus petites; un t9 petit et non clairement distinct du t8 sur la M1/ et la M2/ et une constriction interorbitaire plus grande que chez *P. petteri*.

Etymologie. – Nous nommons cette nouvelle espèce de *Praomys* en honneur de notre ami et collègue Francis Petter qui a contribué dès le début à la connaissance de la systématique et de l'écologie des rongeurs de ce genre, ainsi que de nombreux mammifères africains.

Distribution connue. – *Praomys petteri* a été récolté uniquement au Nord du fleuve Congo, dans les zones forestières du Cameroun, Congo à la République Centrafricaine. Les points de récolte de *P. petteri* sont présentés sur une carte de la région (Fig. 1).

Biotope et écologie. – Au Congo, *P. petteri* a est collecté dans des milieux de forêts dégradées à des zones très secondaires et même aux abords immédiats des villages, dans lesquels ils peuvent entrer occasionnellement (Granjon 1991: p 275). Cette particularité témoigne de la grande souplesse écologique de cette espèce. En RCA, les *Praomys petteri* sont également trouvés en forêt dégradée (Genest-Villard, 1980).

Genest-Villard (1980) a étudié le régime alimentaire de *P. petteri* aux abords de La Maboké. Cette espèce est principalement insectivore (>75 % du volume de l'estomac). Ce rongeur a un comportement de chasseur et recherche l'eau libre pour boire. *Praomys petteri* est partiellement frugivore: il se nourrit surtout des amandes et des graines. Il semble que

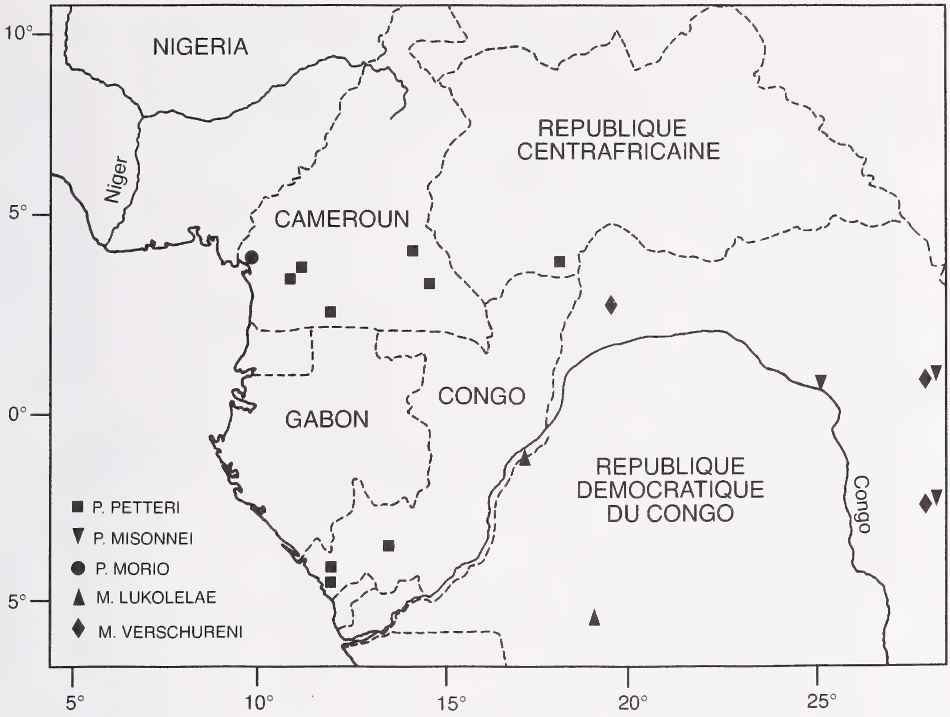


Fig. 1. La distribution de *Praomys petteri.*

P. petteri mange le plus de fruits en saison sèche, ceci étant probablement lié à la recherche d'eau. Cette espèce possède un terrier, dont l'orifice est bouché par des noyaux de fruits évidés et des feuilles mortes.

Il semble courant de rencontrer *P. petteri* en sympatrie avec d'autres espèces de *Praomys.* Ainsi, en RCA, à Boukoko dans la localité type, les collections du MNHN ont livré *P. petteri, P. jacksoni* et *P. tullbergi.* Il en est de même au Congo (Granjon 1991) et au Cameroun dans différentes localités.

Description. – *P. petteri* possède tous les caractères du complexe d'espèces *tullbergi.* Le t3 de la m1 est obsolète ou difficilement identifiable, la constriction interorbitale est douce, le bord est régulier et possède une forme légèrement en amphore, les crêtes supraorbitales sont très peu marquées (mais angulaires chez les vieux spécimens). Le foramen antérieur palatin parvient au niveau de la racine antérieure de la première molaire. Les plis palatins sont 2+7, contre chez 2+5 dans le complexe *jacksoni.*

On remarque dans l'ensemble une grande variabilité morphologique tant pour les caractères crâniens qu?externes. Nous ne présenterons ici que les caractères communs aux différentes populations et ceux de l'holotype.

Caractères externes. – Le pelage est doux, sans sous-poils. La couleur du pelage dorsal est profond ou brun sombre, parfois même très sombre (e.g. les spécimens de Ngueguey, Yokadouma, Zoatoupsi, Kuilele). Chez les individus adultes, la couleur du ventre est blanc-gris, comme chez *P. tullbergi.* La queue, plus longue que le corps, est colorée uniformément, parfois avec des taches irrégulières plus claires, caractères déjà présent chez les autres espèces de *Praomys.* Le pelage du dessus des pieds et mains présente des poils blancs.

La plupart des spécimens portent des poils blancs sur le bord des oreilles. La formule mammaire est de 1 paire de mamelles pectorales et de deux paires inguinales, soit 1+2 :6. Le pied postérieur possède 6 larges tubercules plantaires. Rarement de très petits tubercules accessoires sont présents. Le pied est assez long (24 à 28 mm) contre 23 à 26 chez *tullbergi* et 25 à 29 chez *rostratus*. Les vues externes dorsale et ventrale de l'holotype sont présentées dans la fig. 2.

Caractères crâniens. – Sur la série-type, les crêtes supraorbitales sont assez douces et peu marquées (mais angulaires chez les vieux spécimens et la constriction interorbitale est faiblement marquée et possède une forme légèrement en amphore. Le rostre et les nasaux sont longs, la boîte crânienne étroite, les sutures fronto-pariétales sont en U très arrondi. En vue ventrale, le foramen incisif parvient au niveau de la racine antérieure de la M1/ mais ne pénètre jamais entre les molaires. Les rangées dentaires sont de petite taille et très droites et parallèles. La région ptérygoide est plane et étroite, les bulles sont de petite taille avec une partie mastoïdienne légèrement enflée. La crête supra-mastoïdienne est oblique bien marquée. Le foramen occipital assez aplati dans le sens dorso-ventral, tout comme le crâne, assez plat dans l'ensemble.

En vue latérale, les incisives sont opistodontes, les arcades zygomatiques forment un demi-cercle et sont assez larges dans la zone de contact maxillaire-jugal.

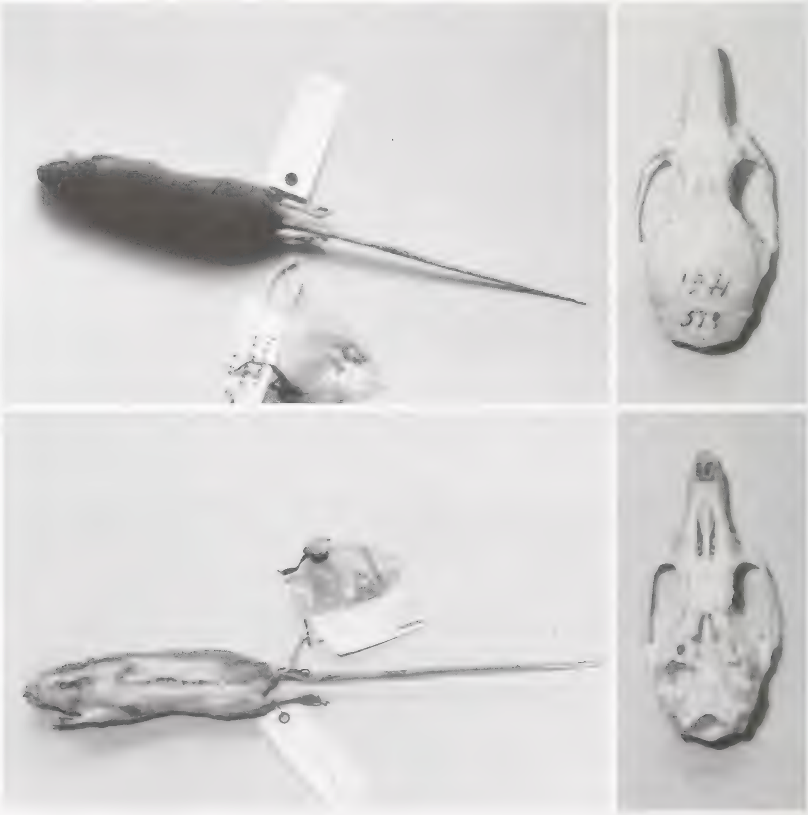


Fig. 2. Photographies de l'holotype de *P. petteri* nov. sp. (MNHN 1971–518, RCA). Vue dorsale et ventrale de la peau et du crâne.

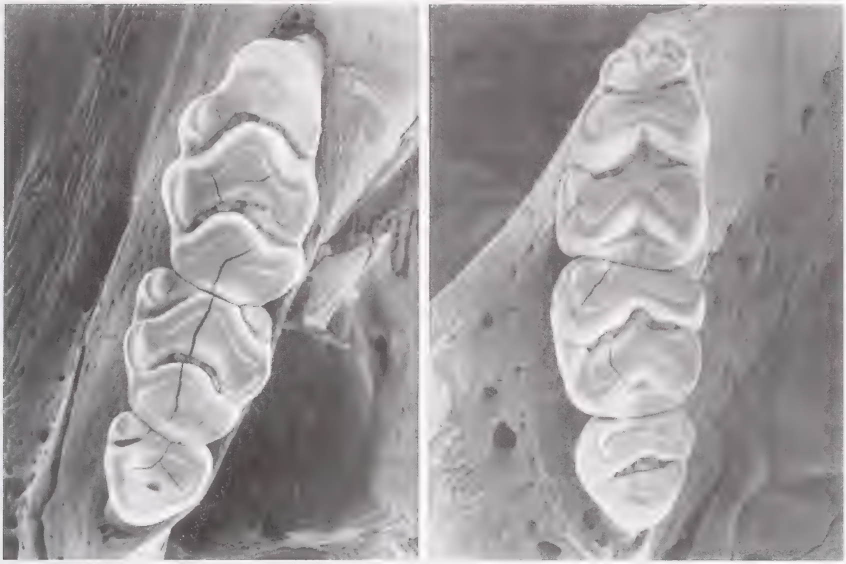


Fig. 3. Photographies prises au M.E.B. des rangées dentaires gauches supérieures et inférieures d'un paratype (MNHN CG 1952–445, Cameroun) (x13).

La mandibule est assez haute surtout dans la zone angulaire et la crête masséter très courte et relevée relie l'avant de la M/1 à la bordure coronoïde de la mandibule.

Les vues crâniennes dorsales et ventrales de l'holotype sont présentées dans la fig. 2.

Caractères dentaires. – M1/: le t3 est obsolète ou difficilement identifiable. Le t1 est bien différencié du t2 et le type (1971-518) présente un t1 bis. Le t2 et le t3 de la M1/ ne sont pas alignés, le t3 étant peu individualisé mais visible en arrière du t2. Le t4 est bien développé et terminé par une petite crête longitudinale le reliant au t8 peu massif et mal séparé d'un petit t9 mal individualisé. On note la trace d'un petit cv5 englobé dans le chevron t8–t9 mais toujours visible malgré le stade d'usure assez avancé du type. Il y a un t9 clair sur les M1/ et M2/.

M2/: Le t3 est petit à très petit.

M3/: t3 absent.

M/1: Le prélobe est disymétrique du côté labial avec peu de cingulum entourant la dent. On observe juste la trace d'un cv5 incorporé dans le deuxième chevron. Le cingulum postérieur est fort. Il y a la trace d'une petite crête stéphandonte sur le deuxième chevron et les tubercules sont assez alternes.

M/2: le cingulum postérieur est aussi fort que sur la M/1. On n'observe pas de cingulum antéro-labial.

M/3: On n'observe pas de cingulum antéro labial.

Les rangées dentaires supérieures et inférieures d'un paratype (MNHN 1952-445, Cameroun) sont présentées dans la fig. 3.

Données biométriques. – Pour les mesures de l'holotype et des paratypes, voir tableau 1. Pour les mesures des autres espèces du complexe *tullbergi* voir Van der Straeten & Verheyen (1981) (pour *P. tullbergi* et *P. rostratus*) et Van der Straeten & Dieterlen (1987) pour *P. misonnei*.

Données cytogénétiques. – Le caryotype a été décrit par Matthey (1965) à partir du spécimen 1971–519 à 2N=42 chromosomes. Deux autres spécimens ont été caryotypés à

2N=42. L'holotype (1971-518) présente une variation entre 42 et 44 chromosomes (Matthey, comm. pers.), qui pourrait résulter d'une mauvaise préparation ou de la présence éventuelle de chromosomes surnuméraires (chromosomes B). Ces trois spécimens, malgré l'aneuploïdie, appartiennent bien à la même espèce (Matthey, comm. pers.).

Affinités phylogénétiques de *P. petteri*. – Chevret et al. (1994) ont réalisé une étude phylogénétique du complexe *Praomys* basée sur l'hybridation ADN/ADN. Dans cette étude, *P. petteri*, alors appelé *P. lukolelae*, a été intégré et apparaît étroitement apparenté à *P. tullbergi*.

Cette espèce a été utilisée dans une étude cladistique basée sur des caractères morphologiques qualitatifs sous le nom de *Praomys* sp. (Lecompte et al. sous press). Dans cette étude, *Praomys petteri* semble étroitement apparentée aux espèces *P. rostratus* et *P. misonnei* au sein du complexe *tullbergi* mais aucune autapomorphie ne se dégage. Par ailleurs, une étude moléculaire est en cours.

Analyse canonique

Plusieurs analyses canoniques ont été effectuées et nous présentons les résultats pour quatre d'entre elles suivant le protocole défini dans la partie matériel et méthodes.

Tout d'abord, la comparaison de *P. petteri* avec différentes espèces du complexe *tullbergi* collectées en Côte d'Ivoire et en République démocratique du Congo montre sur le graphe des axes 1 et 2 de l'analyse (Fig. 4; Tab. 2) une très nette séparation entre les groupes *rostratus, petteri, tullbergi* et *misonnei*. L'axe 1 contient 49% de la variance totale et représente un axe de taille opposant *P. petteri* à *P. tullbergi* avec les espèces *rostratus* et *misonnei* en position intermédiaire.

En raison de la grande taille crânienne de *P. petteri* et de la confusion entre *Praomys* et *Malacomys* à cause de l'espèce *lukolelae*, évoquée plus haut, il était nécessaire d'utiliser l'analyse canonique pour comparer avec les différentes espèces de *Malacomys* connues et leurs

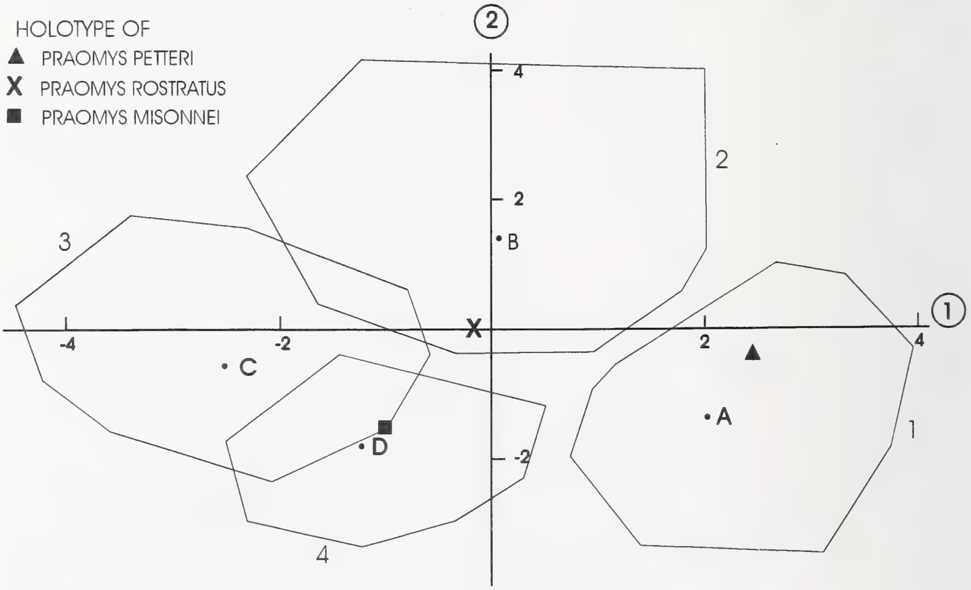


Fig. 4. Analyse canonique des *Praomys* (17 mesures); variables canoniques 1 et 2; groupes centroïdes (points en lettres majuscules) et limite extrême de chaque nuage de points indiquée. 1-A: *Praomys petteri*; 2-B: *P. rostratus*; 3-C: *P. tullbergi*; 4-D: *P. misonnei*.

holotypes. La fig. 5 et le tableau 3 présentent le graphe des axes 1 et 2 qui représentent respectivement 48,3 et 34,7 % de la variance totale, tandis que le troisième axe a une valeur de 17 %, ce qui n'est pas négligeable.

Comme *M. lukolelae* se montre clairement discriminé par l'analyse précédente, nous avons décidé de le supprimer de l'analyse canonique. La fig. 6 (Tab. 4) montre que lorsque ce dernier est éliminé, on obtient des axes 1 et 2 plus représentatifs de la variance totale avec 60,8 % et 39,2 % de variation respective et une meilleure séparation des trois espèces restantes. Ainsi, cette fois, *M. verschureni* est distinct de *P. rostratus* le long de l'axe 1. Les variables qui ont le plus de poids sur cet axe sont la longueur du foramen palatin (PAF), la distance entre les M1/, la largeur zygomatique (Tab. 4). Il est à noter que ces trois variables sont aussi importantes pour expliquer l'axe 2 et qu'elles contribuent donc également à séparer *P. petteri* des deux autres espèces. Les variables qui ne jouent uniquement que sur l'axe 1 sont les dimensions nasales. Il est à noter que dans cette analyse, le type de *M. verschureni* est très éloigné du centroïde du groupe.

Enfin, une dernière analyse s'attache à montrer les différences de variabilité entre les deux espèces *P. rostratus* et *P. petteri* en fonction des différentes classes d'âge. L'axe 1 (80,9 % de la variance totale) sépare les deux espèces tandis que l'axe 2 (19,1 % de variance) sépare les différentes classes d'âge (Fig. 7; Tab. 5). *P. petteri* est différent de *P. rostratus* par une taille plus grande des variables HEBA, HEPA, DIA1, ZYG, LNAS, BUL, ROB et une taille plus petite pour PAF, UPTE, UPDE.

En conclusion, il ressort des analyses canoniques que, sur la base de caractères biométriques, *P. petteri* ne peut être confondu avec aucune des espèces du groupe *tullbergi* et qu'il est différent des *Malacomys* et notamment de *M. lukolelae*.

Tableau 3. Vecteurs propres des 17 variables pour les deux premières variables canoniques.

Symbole	1	2
PRCO	0,3347	–0,0577
HEBA	–0,1666	0,1248
HEPA	0,4947	0,2224
PAF	0,2503	–0,3723
DIA1	0,2470	0,0818
INT	–0,0781	0,4157
ZYG	0,3101	0,3799
UPTE	0,1993	0,1415
UPDE	–0,2115	–0,2645
M^1	–0,1060	–0,0821
BNAS	–0,0600	–0,3834
LNAS	–0,1259	0,3549
LOTE	0,0484	0,0393
BUL	–0,3527	0,1609
BRCA	0,0990	0,0346
ROH	0,3167	–0,2091
ROB	–0,1938	0,1649

Tableau 4. Vecteurs propres des 17 variables pour les deux premières variables canoniques.

Symbole	1	2
PRCO	0,1380	–0,0027
HEBA	–0,1607	–0,0225
HEPA	–0,1038	–0,1902
PAF	0,4096	0,2942
DIA1	0,0123	–0,4219
INT	–0,4266	0,4033
ZYG	–0,2819	–0,3072
UPTE	–0,1239	0,2481
UPDE	0,1712	–0,1478
M^1	0,0821	–0,2307
BNAS	0,3208	0,0892
LNAS	–0,4172	0,1510
LOTE	0,0266	0,2697
BUL	–0,2745	0,0910
BRCA	–0,0119	0,3704
ROH	0,2713	0,1872
ROB	–0,1921	–0,1455

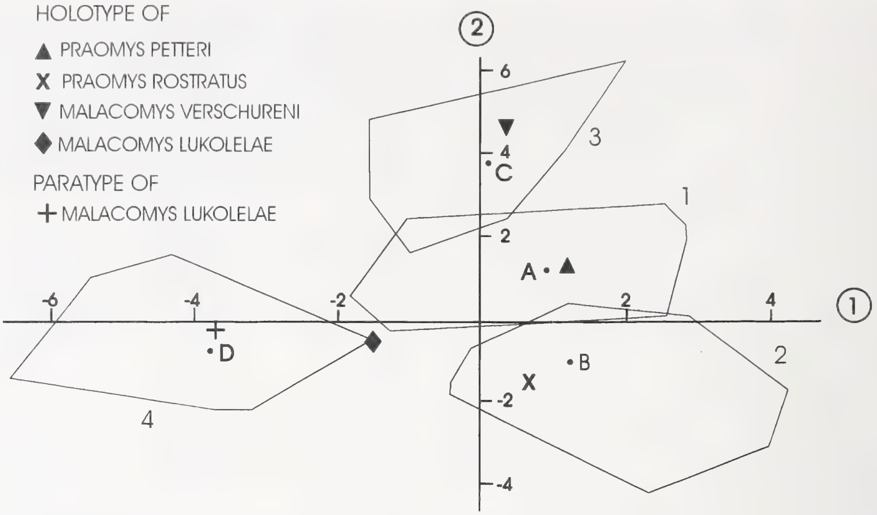


Fig. 5. Analyse canonique des *Praomys* et des *Malacomys* (17 mesures); variables canoniques 1 et 2; groupes centroïdes (points en lettres majuscules) et limite extrême de chaque nuage de points indiquée. 1-A: *Praomys petteri*; 2-B: *P. rostratus*; 3-C: *Malacomys verschureni*; 4-D: *M. lukolelae*.

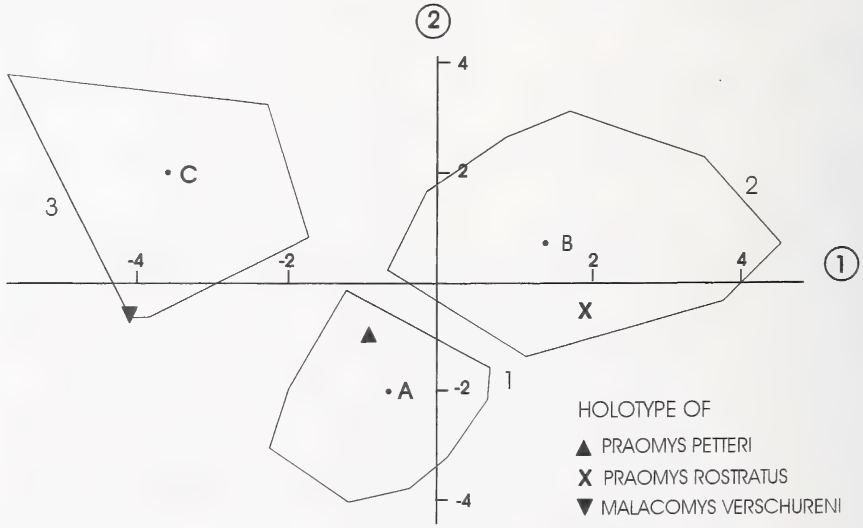


Fig. 6. Analyse canonique des *Praomys* et des *Malacomys* (17 mesures), variables canoniques 1 et 2; groupes centroïdes (points en lettres majuscules) et limite extrême de chaque nuage de points indiquée. 1-A: *Praomys petteri*; 2-B: *P. rostratus*; 3-C: *Malacomys verschureni*.

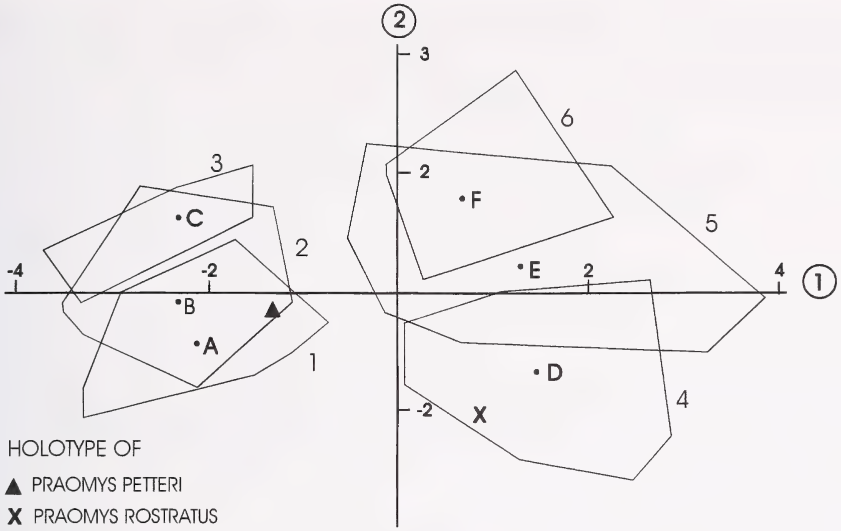


Fig. 7. Analyse canonique des *Praomys* (17 mesures); variables canoniques 1 et 2; groupes centroïdes (points en lettres majuscules) et limite extrême de chaque nuage de points indiquée. 1-A: *P. petteri* classes d'âge 2-3; 2-B: *P. petteri* classes d'âge 4-5; 3-C: *P. petteri* classes d'âge 6-7; 4-D: *P. rostratus* classes d'âge 2-3; 5-E: *P. rostratus* classes d'âge 4-5; 6-F: *P. rostratus* classes d'âge 6-7.

Tableau 5. Vecteurs propres des 17 variables pour les deux premières variables canoniques.

Symbole	1	2
PRCO	0,0496	0,4410
HEBA	–0,1326	0,4307
HEPA	–0,2322	0,0995
PAF	0,4853	0,2333
DIA1	–0,3698	0,3270
INT	0,0783	0,0419
ZYG	–0,4170	0,1342
UPTE	0,0840	0,2759
UPDE	–0,0182	0,2040
M^1	–0,1208	–0,1306
BNAS	0,2011	0,2041
LNAS	–0,1629	0,3135
LOTE	0,2683	–0,2004
BUL	–0,0625	–0,1431
BRCA	0,2833	0,1900
ROH	0,2850	0,1598
ROB	–0,2178	–0,1790

Discussion

Les analyses biométriques effectués précédemment montrent que *P. petteri* est une assez grande espèce du complexe *tullbergi* mais qu'elle présente des proportions distinctes des autres membres du groupe. Ce résultat confirme ceux des analyses moléculaires basées sur l'hybridation ADN/ADN, ainsi que les données cytogénétiques et les essais de croisement de *P. petteri* avec d'autres espèces du complexe *tullbergi.* Dans l'ensemble, il n'existe que très peu de caractères morphologiques discriminants entre les espèces du complexe *tullbergi*, ces caractères sont de surcroît soumis à une forte variabilité. Cette situation est connue en Afrique tropicale dans d'autres complexes de rongeurs Murinae et Gerbillinae, comme chez *Mastomys* (Granjon et al. 1997), *Arvicanthis*

(Ducroz et al. 1997) ou *Taterillus* (Dobigny & Denys, ss presse). Dans ces complexes, il est parfois très difficile, voire impossible de différencier les espèces sur la base de la morphologie, il faut alors avoir recours à la cytogénétique, à des analyses moléculaire ou à des études de morphométrie plus approfondies.

Cependant, les traits morphologiques et biométriques sont difficilement exploitables sur le terrain, d'autant plus qu'ils varient beaucoup et souvent avec l'âge. Cette situation est d'autant plus problématique que différentes espèces du genre *Praomys* voire du complexe *tullbergi* sont sympatriques. Il peut apparaître assez surprenant que ces espèces proches soient ainsi piégés ensemble, ce qui pourrait laisser supposer qu'elles partagent le même biotope. Mais le fait de piéger au même endroit ces différentes espèces ne signifie pas qu'elles soient syntopiques, ces espèces peuvent diverger du point de vue de leur niche écologique bien que partageant le même milieu, qui a peut-être été hérité de leur ancêtre commun (théorie du tracking habitat: Vrba 1992). Le manque de données écologiques précises pour les différentes espèces du complexe *tullbergi* ne permet pas de vérifier cette hypothèse. Une bonne identification par les marqueurs cytogénétiques sur le terrain devrait permettre de progresser dans la connaissance de l'écologie de ces espèces, ce qui nous permettra de mieux comprendre les mécanismes de spéciation sous-jacents.

Un deuxième résultat des analyses canoniques concerne la discrimination biométrique nette entre les genres *Praomys* et *Malacomys*. La différentiation *Praomys-Malacomys* a déjà été mise en évidence par des analyses cytogénétiques (Viégas-Péquignot et al. 1986) et moléculaires (Chevret *et al.*, 1994). Ces travaux avaient porté sur *Malacomys longipes* (espèce-type du genre) alors que *M. verchureni* et *M. lukolelae* n'avaient pas été intégrés malgré leur statut problématique. Hors ici, l'analyse morphométrique confirme la divergence entre *Praomys* et ces deux espèces. Des études phylogénétiques basées sur l'analyse cladistique de caractères crânio-dentaires et du séquençage de l'ADN sont en cours pour résoudre ce problème.

Les espèces de *Praomys* sont réparties dans les forêts tropicales, il est donc intéressant de comparer la distribution des espèces avec les positions supposées des refuges forestiers quaternaires, ce que nous appliquons ici à *P. petteri* et aux espèces du groupe *tullbergi*.

Ainsi, *P. rostratus* est présent uniquement en Afrique de l'Ouest, limité à l'Est par le «Dahomey Gap», ce qui correspond à la position du refuge occidental selon Grubb (1978). *P. tullbergi* est trouvé du Sénégal en RCA, ce qui correspond au refuge occidental et au refuge ouest-central (Camerouno-gabonais). *P. misonnei* est réparti en Afrique centre-est, cette distribution correspond à la position du refuge est-central.

Pour le moment, *Praomys petteri* n'est connu que du Cameroun au Congo et à la RCA (Fig. 1), soit sur la rive droite du fleuve Congo. Sa distribution serait limité au Nord par les savanes, au sud par le fleuve Congo qui aurait pu jouer le rôle de barrière géographique pour cette espèce, tout comme pour *P. tullbergi. Praomys petteri* n'a pas été trouvé à l'est du bassin du Congo, sa distribution correspondrait au refuge ouest-central (Camerouno-gabonais). Cependant, les limites orientales de la distribution de *P. petteri* ne sont pas connues et il subsiste beaucoup d'incertitudes sur la distribution géographique des espèces du groupe *tullbergi*. Cependant un rapide examen de la distribution des mammifères des forêts tropicales d'Afrique montre une distribution concordante pour des primates de forêt comme *Cercopithecus cephus,* *Colobus guereza*, le gorille (*Gorilla gorilla*) et le chimpanzé des plaines (*Pan troglodytes*) (Gautier-Hion et al. 1999) ou pour des écureuils (*Funisciurus isabella; F. leucogenys; Epixerus ebii*) ou un carnivore (*Crossarchus obscurus*) (Kingdon 1997). Cette congruence suggérerait un mécanisme d'évolution commun pour les espèces mammaliennes de la région.

Ce travail a donc permis de différencier une nouvelle espèce au sein du complexe *tullbergi*. *P. petteri* se caractérise à la fois par peu de caractères diagnostiques et une très forte variabilité morphologique. Parmi ces caractères, le caryotype permet d'identifier sans ambiguïté l'espèce alors que la morphométrie caractérise *P. petteri* de manière plus relative. En effet, sa discrimination dépend de l'échantillonnage taxonomique et de l'effectif employés. Ce travail a montré une nette séparation de *P. petteri* au Nord du fleuve Congo et de *M. lukolelae* au Sud.

Néanmoins, il est nécessaire de collecter de nouvelles données pour le complexe *tullbergi*. Des études morphologiques plus approfondies complétées par des analyses cytogénétiques et moléculaires permettraient d'éclairer la systématique confuse de ce genre.

Gazetteer

Côte d'Ivoire	
Adiopodoumé	05°19'N, 04°08'W
Lac Lallié	05°15'N, 04°08'W
Lamto	06°12'N, 04°58'W
Cameroun	
Metet	02°11'N, 11°00'E – 03°26'N, 12°01'E
Meiri-Bimba de	04°15'N, 13°59'E – 04°10'N, 14°07'E
Nkolbisson	03°51'N, 11°37'E
Yaoundé	03°52'N, 11°31'E
Yokadouma	03°26'N, 15°06'E
Zoatoupsi	03°49'N, 11°23'E
Congo (Brazzaville)	
Béna	04°02'S, 11°50'E
Kuilele	pas retrouvé
M'Bila	03°12'S, 13°20'E
Ménengué	04°16'S, 11°47'E
Tchissanga	04°32'S, 11°46'E
République Centrafricaine	
Boukoko	03°54'N, 17°56'E
Ngueguey	pas retrouvé
République Démocratique du Congo	
Batiabongena	00°36'N, 25°13'E
Epulu	01°26'N, 28°36'E
Irangi	01°54'S, 28°27'E
Kakoi	05°06'S, 18°58'E
Lukolela	01°03'S, 17°12'E
Mamiki	00°40'N, 29°35'E
Mbwambala	05°03'S, 18°54'E
Menga	05°04'S, 18°55'E
Tandala	03°02'N, 19°21'E
Libéria	
Mont Koffee	06°30'N, 10°35'W

Remerciements

Nous remercions les collègues suivants pour nous avoir permis d'examiner les spécimens sous leur protection: G. Musser (AMNH), D. Schlitter (CM), B. Patterson (FMNH), W. Van Neer (KMMA), L. de Roguin (MNHG), M. Tranier et J. Cuisin (MNHN), F. Dieterlen (SMNS), M. Carleton (USNM), R. Hutterer (ZFMK) et A. Dudu (collection privée). Le travail de terrain et le séjour d'E. VDS dans les différents musées a été financé par le F.K.F.O., le Fonds National de la recherche Scientifique en Belgique.

Résumé

Dans ce travail nous présentons le point sur la systématique des *Praomys* du complexe *tullbergi*. L'analyse morphologique et morphométrique ont permis d'identifier une nouvelle espèce *Praomys petteri*, au sein du complexe *tullbergi*, répartie en République Centrafricaine, au Cameroun et au Congo. Ceci a aussi permis de clarifier le problème de la définition de «*lukolelae*». Les résultats obtenues sont congruents avec les données moléculaires et cytogénétiques précédemment acquises et actuellement en cours.

Références

Allen, G. M. (1939): A checklist of African mammals. – Bull. Mus. comp. Zool. Harv. 83: 1–763.

Chevret, P., Granjon, L., Duplantier, J. M., Denys, C. & Catzeflis, F. M. (1994): Molecular phylogeny of the *Praomys* complex (Rodentia: Murinae): a study based on DNA/DNA hybridization experiments. – Zool. J. Linn. Soc. 112: 425–442.

Dobigny, G. & Denys, C. (ss presse): Etude morphométrique des espèces ouest africaines du genre *Taterillus* (Rodentia, Gerbillinae): – Zoosystema.

Ducroz, J.-F., Granjon, L. Chevret, P., Duplantier, J.-M., Lombard, M. & Volobouev, V. (1997): Characterization of two distinct species of *Arvicanthis* (Rodentia, Muridae) in West Africa: cytogenetic, molecular and reproductive evidence. – J. Zool. Lond. 241: 709–723.

Eisentraut, M. (1970): Die Verbreitung der Muriden-Gattung *Praomys* auf Fernando-Poo und in West-Kamerun. – Z. Säugetierk. 35: 1–15.

Gauthier-Hion, A., Colyn, M. & Gautier, J. P. (1999): Histoire naturelle des primates d'Afrique centrale. – Ecofac editeur, 162 p.

Genest-Villard, H. (1980): Régime alimentaire des rongeurs myomorphes de forêt équatoriale (Région de M'Baiki, République Centrafricane). – Mammalia 44: 423–484.

Granjon, L. (1991): Les rongeurs Myomorphes du bassin du Kouilou (Congo). – Tauraco Research Report 4: 265–278.

Granjon, L., Duplantier, J.-M., Catalan, J. & Britton-Davidian, J. (1997): Systematics of the genus *Mastomys* (Thomas, 1915) (Rodentia: Muridae). A review. – Belg. J. Zool. 127 (suppl. 1): 7–18.

Grubb, P. (1982): Refuges an dispersal in the Speciation of African Forest Mammals. – In: Biological Diversification in the Tropics. Prance, G.T. New York, Columbia University Press: 714.

Hatt, R. T. (1934): Fourteen hitherto unrecognized African rodents. – Am. Mus. Novit. 708: 1–15.

Hebrant, F. (1974): Problèmes de discrimination dans le cas de plusieurs populations. – Biométrie-Praximétrie 14: 15–41.

Kingdon, J. (1997): African mammals. – Academic Press, 464 pp.

Lecompte, E., Granjon, L. & Denys, C. (in press): The phylogeny of the *Praomys* complex (Rodentia: Muridae) and its phylogeographic implications. – J. Zool. Syst. Evol. Res.

Lecompte, E., Van der Straeten, E., Petter, F. & Denys, C. (1999): Caractéristiques crânio-dentaires de l'holotype de *Praomys morio* (Rodentia, Muridae). – Mammalia 63: 530–534.

Leirs, H. and other study group members (1999): Search for the Ebola Virus Reservoir in Kikwit, Democratic Republic of the Congo: Reflections on a Vertebrate Collection. – The Journal of Infectious Diseases 179 (Suppl 1): 155–163.

Matthey, R. (1958): Les chromosomes et la position systématique de quelques Murinae africains (Mammalia-Rodentia). – Acta Tropica 15: 97–117.

Matthey, R. (1959): Formules chromosomiques de Muridae et de Spalacidae. La question du polymorphisme chromosomique chez les Mammifères. – Revue suisse Zool. 66: 173–209.

Matthey, R. (1963): La formule chromosomique chez sept espèces et sous-espèces de Murinae africains. – Mammalia 27: 157–176.

Matthey, R. (1965): Etudes de cytogénétique sur les Muridae africains appartenant aux genres *Arvicanthis*, *Praomys*, *Acomys* et *Mastomys* (Rodentia). – Mammalia 29: 228–249.

Matthey, R. (1970): Caryotypes de Muridés et de Dendromuridés originaires de République Centrafricaine. – Mammalia 34: 459–466.

Michaux, J. (1971): Muridae (Rodentia) néogènes d'Europe sud-occidentale. Evolution et rapports avec les faunes actuelles. – Paleobiologie continentale 2 (1): 1–67.

Musser, G. G. & Carleton, M. D. (1993): Family Muridae. – In: Wilson, D. E. & Reeder, D.M. (éd.). Mammals Species of the world: A Taxonomic and Geographical Reference. Smithsonian Institution Press, Washington & London: 501–756.

Petter, F. (1965): Les *Praomys* d'Afrique Centrale. – Z. Säugetierk. 35: 1–15.

Petter, F. (1975): Les *Praomys* de la République Centrafricaine (Rongeurs, Muridés). – Mammalia 39: 51–56.

Robbins, B. C. & Van der Straeten, E. (1982): A new specimen of *Malacomys verschureni* from Zaïre, Central Africa (Rodentia: Muridae). – Revue zool. afric. 96: 216–220.

Seal, H. L. (1964): Multivariate statistical analysis for biologists. – Methuen & Co, London.

Taylor, P. J. (2000): Patterns of chromosomal variation in southern African rodents. – J. Mammal. 81: 317–331.

Thomas, O. (1915): List of Mammals collected on the upper Congo by Christy for the Congo Museum, Tervuren. – Ann. Mag. nat. Hist. 8(16): 465–481.

Van der Straeten, E. & Van der Straeten-Harrie, B. (1977): Etude de la biométrie crânienne et de la répartition d'*Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) et *d'Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) en Belgique. – Acta zool. path. antverp. 69: 169–182.

Van der Straeten, E. & Dieterlen, F. (1987): *Praomys misonnei*, a new species of Muridae from Eastern Zaïre (Mammalia). – Stuttg. Beitr. Naturk., Serie A (Biologie), 402: 1–11.

Van der Straeten, E. & Dudu, A. M. (1990): Systematics and distribution of *Praomys* from the Masako Forest Reserve (Zaïre), with the description of a new species. – In: Peters, G. & Hutterer, R. (éd.): Vertebrates in the Tropics. Museum Alexander Koenig, Bonn: 73–83.

Van der Straeten, E. & Kerbis Peterhans, J. C. (1999): *Praomys degraaffi*, a new species of Muridae (Mammalia) from central Africa. – South African J. Zool. 34: 80–90.

Van der Straeten, E. & Verheyen, W. (1981): Etude biométrique du genre *Praomys* en Côte d'Ivoire. – Bonn. zool. Beitr. 32: 249–264.

Verheyen, W. & Bracke, E. (1966): The influence of aging on the craniometrical characters of *Praomys jacksoni* (De Winton, 1897). – Annls Mus. r. Afr. centr., Série in-8, Sci. Zool. 144: 91–110.

Viégas-Péquignot, E., Petit, D., Benazzou, T., Prod'homme, M., Lombard, M., Hoffschir, F., Descailleaux, J. & Dutrillaux, B. (1986): Evolution chromosomique chez les Rongeurs. – Mammalia 50 (n spécial): 164–202.

Vrba, E. S. (1992): Mammals as a key to evolutionary theory. – J. Mammal. 73: 1–28.

E. Van der Straeten, Universiteit Antwerpen-RUCA, Departement Biologie, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, Belgium. – E. Lecompte, C. Denys, Muséum national d'Histore naturelle, Lab. Mammifères et Oiseaux, 55 rue Buffon, F-7500 Paris, France.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 4	S. 347–353	Bonn, Januar 2003

Food items in pellets of the barn owl *Tyto alba* from four sites of the Algarve, Portugal

Manfred Temme

Abstract. Barn owl pellets from four sites in the Algarve (Burgau, Cruzinha, Lagoa and Castro Marim) were analysed in order to determine the food composition of this species in this area of southern Portugal. About half of the diet consists of small rodents, mainly *Mus spretus* and *Microtus duodecimcostatus*. Other rodents such as *Apodemus sylvaticus*, *Rattus rattus* and *Mus musculus* were less taken by the barn owl. *Crocidura russula* were found in considerable numbers, while *Suncus etruscus* occurred in smaller quantities. Evidence of birds in the pellets: the house sparrow *Passer domesticus*, a locally common species, was found mostly at Burgau, while both chiffchaff *Phylloscopus collybita* and goldfinch *Carduelis carduelis* were indentified once or twice. Insects of mostly larger species like the rhinoceros beetle, mole-cricket and grasshopper were found in marginal numbers. Despite local variation, the results of this pellet study provide information of the species composition and relative abundance of the prey in this southernmost portion of the Algarve.

Key words. Barn owl, small mammals, pellets, Algarve, Portugal.

Introduction

In Portugal and Spain several studies have focused on the foraging ecology of the barn owl *Tyto alba* by using their pellets (Niethammer 1970, Herrera 1974a, Diez Villacanas & Morilla 1974, Campos 1978, Temme 2000). All prey composition analyses show basically a large amount of agreement throughout the Iberian peninsula. However, local differences in the prey species assemblage occur due to variations in distribution, habitat and season. Furthermore, differential predation methods of prey selection may be influenced by the vulnerability, age or social behavior of the respective prey items. One cannot gain a complete picture therefore of the structure of small mammal communities from owl pellet studies alone. Despite these limitations, such analyses often provide a first approximation of the prey composition of the study areas. Additional information on the distribution of small mammals and the food habits of the barn owl along the south coast of the Algarve and other areas of southern Portugal are still welcome.

Methods and Materials

A total of about 200 regurgitated barn owl pellets was collected at four sites along the southern coast of the Algarve: 107 from a barn near Burgau (27 March 1997) and 36 were taken on 13 July 1998 in the Castro Marim area and sent to the A Rocha Field Study Centre and Bird Observatory, Cruzinha. About 24 were collected at the station itself on 6 October 1998. Over a period of four years (1995 to 1999), the author was able to gather a further 68

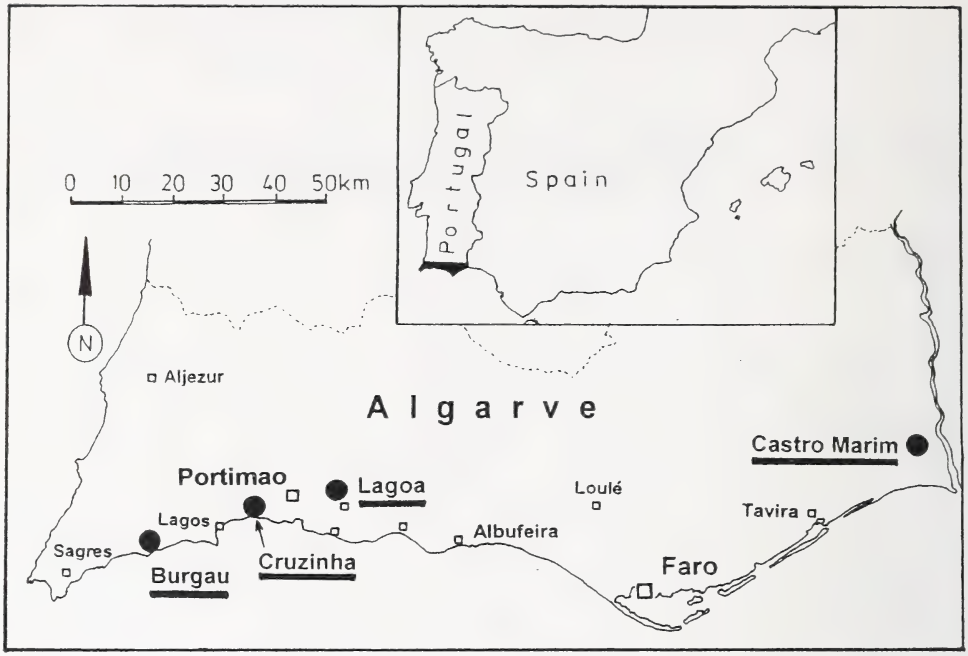


Fig. 1. Map of the Algarve, Portugal, showing the pellet collecting sites Burgau, Cruzinha, Lagoa and Castro Marim. – Karte des Algarve, Portugal, mit den Gewöllaufsammelplätzen Burgau, Cruzinha, Lagoa und Castro Marim.

pellets at a farm a few km northeast of Lagoa. All four sites are located between the Algarve towns of Sagres to the west and Castro Marim to the east (Fig.1).

The period when the pellets were regurgitated and their exact number was difficult to determine, since additional fragments or single skulls were found under each roost. However, an exact number is not of great importance for such studies.

A stereo microscope with a 20–40x magnification was used to identify skulls, teeth and other remains. Helpful descriptions, figures, dental formulae and other details are given in Björvall & Ullström (1986), Corbet & Ovenden (1982), Niethammer & Krapp (1978, 1990), Görner & Hackethal (1987), Genoud & Hutterer (1990), MacDonald & Barret (1993), März (1987) and Spitzenberger (1990). Bird remains are often far more difficult to identify than those of rodents. The horn-shields of the bill (Rhamphotheca) are usually digested and a large reference skull collection would be necessary for comparison. As some birds have characteristic beak features, such as quail *Coturnix coturnix,* blackbird *Turdus merula*, song thrush *T. philomelos,* house sparrow *Passer domesticus* and corn bunting *Milaria calandra*, these species were identified, while smaller insectivores remain undetermined.

Site description

All four collection sites show a similar mosaic of landscape; composed of farmlands, orchards, meadows, waste grasslands with small creeks or rivers, scattered buildings, farmhouses with barns, and small villages. A few basic differences between the sites should be highlighted: near Burgau extensive rolling hills with natural vegetation border one side of the area, while at Castro Marim salt pans and fish ponds are predominant.

Results and Conclusions

Mammals

Pygmy white-toothed shrew, *Suncus etruscus*
Found throughout the Mediterranean countries including the entire Iberian peninsula (Sans-Coma et al. 1981). Its distribution is concentrated nearer to the coast. Of these four Algarve samples, it was the fourthmost abundant prey species (Tab. 1).

White-toothed shrew, *Crocidura russula*
Widely distributed throughout south-west Europe including the Iberian peninsula and was the thirdmost common prey species, found at all four collecting sites in reasonable numbers (Fig. 1,2, Tab.1).

Garden dormouse, *Eliomys quercinus*
Little is known about population densities of this nocturnal and arboreal rodent. On the Iberian peninsula it is apparently only taken opportunistically because it is rarely found in barn owl pellets (see: Campos 1978, Temme 2000) and in this study only once in the Castro Marim sample.

Water vole, *Arvicola sapidus*
On 7 October 1999, M. Bolton showed the author pellets collected at Cruzinha, containing two skulls of the water vole. Personal obvervations revealed, that this vole is relatively common in wet habitats of the Algarve. Probably due to its larger size, this rodent is taken only occasionally by barn owls (see: Garde & Escala 1993). It was not found at the other 3 collecting sites.

Mediterranean pine vole, *Microtus duodecimcostatus*
Although two similar species *(M. lusitanicus, M. cabrerae)* live mainly in the north-western parts of the Iberian peninsula, the eastern and southern areas including the Algarve are occupied by *M. duodecimcostatus* (Niethammer 1970, 1982, Engels

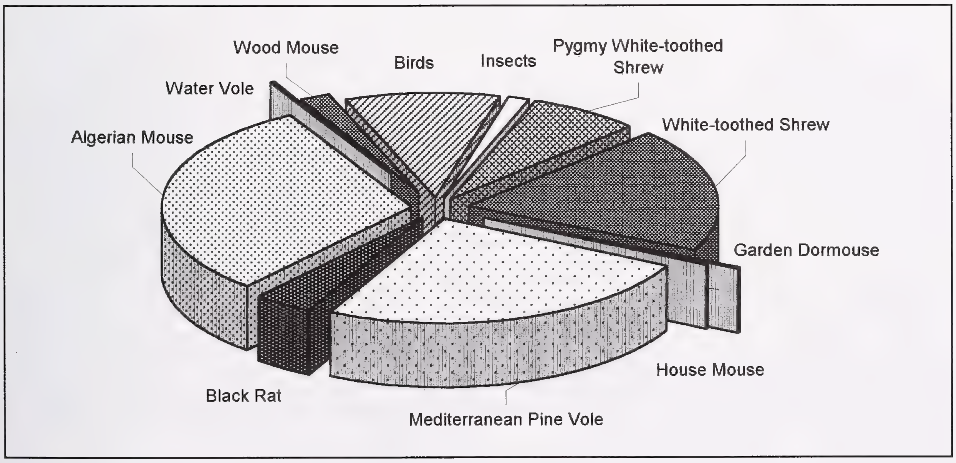


Fig. 2. Percentages of the total prey species found at the four collecting sites. – Prozentuale Verteilung aller an den 4 Gewöllaufsammelplätzen nachgewiesenen Beutetiere.

1972, Campos 1978, Ramalhinho & Madureira 1979). Although this vole was present only twice at Cruzinha, it is generally the secondmost important prey species in many areas in the Algarve region (Tab. 1).

Wood mouse, *Apodemus sylvaticus*
Little information is available about the preferred habitat and population sizes of this rodent within the Algarve. Judging from the total of 12 specimens found in the pellets, this species occurs throughout the Algarve region, but in small numbers. The lack of this species at Cruzinha could be explained by the relatively low sample size.

Algerian mouse, *Mus spretus*
In contrast to *M. musculus*, it occupies cultivated land, scrub, open woodland and other damp natural environments, where it is easily taken by owls. In this study it makes up the high percentage of 31% of the total catch (Tab. 1, Fig. 2). This indicates an agreement with other studies (Niethammer 1970, Engels 1972, Ramalhinho & Madureira 1979) and makes it the most important food item in Portugal and the coastal region of the Algarve.

House mouse, *Mus musculus*
Closely associated with human dwellings, living mainly indoors. This makes it less susceptible to fall prey to the barn owl and only one was identified at Burgau.

Black rat, *Rattus rattus*
Based on the authors observations, this rat species lives not only in deserted farmhouses or barns, but also in urban environments, in tourist centers, in fields and nat-

Table 1. Food items from 200 Barn owl pellets collected at Burgau, Cruzinha, Lagoa and Castro Marim.

Location	Burgau	Cruzinha	Lagoa	Castro Marim	total	% (rounded)
Number of pellets	71	26	68	36	201	–
Pygmy White-toothed Shrew	5	–	1	32	38	7,2
White-toothed Shrew	39	8	10	44	101	19,2
Garden Dormouse	–	–	–	1	1	0,2
Water Vole	–	2	–	–	2	0,4
Mediterranean Pine Vole	21	2	87	21	131	25,0
Algerian Mouse	40	45	13	63	161	30,6
House Mouse	1	–	–	–	1	0,2
Wood Mouse	8	–	1	3	12	2,0
Black Rat	3	3	12	3	21	4,0
Unidentified Birds	–	–	7	3	10	2,0
Quail	–	–	–	1	1	0,2
Chiffchaff	1	–	–	–	1	0,2
Blackbird	–	1	–	–	1	0,2
Song Thrush	–	2	–	–	2	0,4
Housesparrow	26	1	2	–	29	5,5
Goldfinch	2	1	–	–	3	0,6
Corn Bunting	–	2	1	1	4	0,8
Rhinoceros-Beetle	1	–	1	–	2	0,2
Mole-Cricket	2	–	2	–	4	0,8
Wart Biter	–	–	–	2	2	0,4
Totals:	149	67	136	174	526	100,1

ural habitats in the Algarve. Since adults are rather large to be taken as prey, all specimens were juveniles. At the collecting site near Lagoa, one agricultural building was occupied by one breeding pair of barn owls. Since this barn is periodically heavily infested with this rodent, it was found frequently in this sample.

Birds

The quail *Coturnix coturnix* is often heard during the breeding season and is common in several places in the Algarve. However, it is only taken occasionally by barn owls, as judged from Castro Marim and a pellet study in the Alentejo Province north of the Algarve (Temme 2000).

Chiffchaff *Phylloscopus collybita* is a common winter visitor from northern Europe to the Algarve and frequents varied habitats. A few skull fragments were found in the pellets.

The blackbird *Turdus merula* is common throughout the Algarve. Its large size makes it a more occasional prey.

Song thrush *Turdus philomelos* is a common winter visitor to the Algarve. On the evening of 19th December 1998, I noticed about 60 specimens, flying in small flocks towards a common roost while passing the farm buildings near Lagoa. Therefore it is not surprising that two individuals were discovered in the pellets.

Goldfinch, *Carduelis carduelis*
The goldfinch is a common resident bird species of the Algarve and hence caught occasionally. The specimen was identified by a ring found in one pellet at Cruzinha, where it had been ringed two years before at this research station.

The house sparrow, *Passer domesticus*
Although this species is widely distributed throughout the Algarve, it was found mainly in the Burgau sample (Tab. 1). Local variation in sparrow populations, individual food preference or an extremely high population density at Burgau might be responsible for this difference.

Corn bunting, *Milaria calandra*
The corn bunting is fairly abundant as a breeding species in parts of the Algarve. During the non-breeding season, flocks of various sizes tend to move about the fields and can be seen in many areas of the Algarve (Own obs., Bolton 1987). The small numbers found at Cruzinha and Castro Marim may indicate only occasional catches. In areas with higher densities of corn buntings as in Alentejo Province, the number taken is considerably higher (Temme 2000).

Insects

Rhinoceros beetle, *Oryctes nasicornis*
The large rhinoceros beetles, identified by their horns in the Burgau and Lagoa samples are probably actively taken by the Barnowl.

Mole cricket, *Gryllotalpa gryllotalpa*
This insect is locally very common in the Algarve and was present at Burgau and Castro Marim.

Wart biter, *Dectius* spec.
Fractions of large grasshoppers were only found twice, both at Castro Marim. These were tentatively assigned to this genus. Although grasshopper species are common in the Algarve, in this region they apparently are not often taken by the barn owl.

Discussion

This study points out local differences in the numbers of prey species along the Algarve coast. The prey assemblage agrees in general with barn owl pellet studies from other regions in both Portugal and Spain (Niethammer 1970, Engels 1972, Herrera 1974a, Diez Villacanas & Morillo 1974, Campos 1978 etc.). However, seasonal changes in populations within the region lead to local variations and confuse any interpretative analysis of food composition. Furthermore, it may reflect the seasonal and ecological changes of prey population densities available to the barn owls in this region. Herrera 1974b stated that in Mediterranean countries barn owls have to eat more poor food items such as birds, amphibians and large insects than in temperate European zones. This probably does not hold true in some regions of southern Portugal. The Algerian mouse and partly also the Mediterranean pine vole are so abundant, that they probably compensate for the lower mammal diversity within this in this region.

Additionally, this study at least reveals that these small mammals have a tremendous reproduction rate and at times may reach extremely high population densities. Despite the shortcomings of owl pellet studies in the interpretation of ecological questions, they do provide a general picture of the distribution of the main prey items and their relative numbers.

Acknowledgements

I thank M. & H. Wallitzer and Dr. W. Thiede for sending me additional literature, Dr. M. Bolton for providing pellets and Dr. E. C. Dickinson for correcting the final manuscript.

Zusammenfassung

Etwa 200 Gewölle der Schleiereule *Tyto alba* wurden an vier Orten (Burgau, Cruzinhas, Lagoa und Castro Marim) entlang der Algarveküste, Portugal, gesammelt. Die prozentualen Anteile der Beutetiere an diesen zwischen 25 bis 50 km weit auseinander liegenden Aufsammelplätzen variierten erheblich. Als Grund dafür ist in erster Linie die jeweilige Biotopstruktur der unterschiedlichen Fangreviere der Schleiereulen zu sehen. Die Heckenhausmaus ist mit insgesamt 31 % an allen vier Aufsammelstationen Burgau, Cruzinha und Castro Marim das wichtigste Beutetier. Lediglich die Proben von Lagoa zeigten einen niedrigeren Wert von 11 %, was auf das Fehlen von reicher Deckung auf den großen Brachflächen ehemalig landwirtschaftlich genutzter Felder und Sandabschürfungflächen zurückgeführt werden kann. Dafür fand sich dort zahlreicher die Mittelmeer-Kleinwühlmaus, die an den drei übrigen Stationen stark zurücktrat. Beide Arten verfügen über enorme Reproduktionspotentiale und erreichen zeitweise hohe Populationsdichten. Damit sind beide Kleinsäuger für die Schleiereulen in diesem Bereich die bedeutendste Nahrungsgrundlage. Biotopunterschiede oder auch interspezifische Konkurrenz mit der Heckenmaus mögen für die geringe Präsenz der Waldmaus von insgesamt nur 2 % eine Rolle spielen. Während letztere bei Burgau noch gut vertreten ist, fehlt sie bei Cruzinha ganz, wohl bedingt durch die relativ kleine Stichprobe. Andere Nagetiere wie die Hausmaus (0,2 %) und die Hausratte (4.0 %) sind meist in nur kleinen Anzahlen nachzuweisen. Eine Ausnahme fand sich bei Lagoa, wo die Hausratte zeitweise häufig in Scheunen festzustellen war. So lag hier der Prozentsatz mit 9 % wesentlich höher. Unter den

Crocidurinae ist der Anteil der Hausspitzmaus in portugiesischen Schleiereulengewöllen meist hoch. Das bestätigte sich auch auch an diesen 4 Aufsammelorten mit 19 % der Gesamtbeute. Dagegen tritt die Etruskerspitzmaus stark zurück (7 %) oder fehlte bei Cruzinha. Ein stärkeres Vorkommen konnte dagegen bei Castro Marim ermittelt werden. Kleinvögel, insbesondere Insektenfresser, sind gegenwärtig nicht alle sicher zu bestimmen. Es fehlen die Hornscheiden (Rhamphoteca), die meist verdaut sind. Auch ausreichendes Vergleichsmaterial liegt noch nicht vor. Einige charakteristische und im Algarve häufige Arten wie Wachtel, Haussperling, Grünfink und Grauammer waren dagegen leicht zu erkennen. Der Haussperling, sowohl im Freiland als auch in der Umgebung von ländlichen Anwesen häufig, gehörte bei Burgau zur regelmäßigen Vogelbeute. Andere Vogelarten wie Stieglitz wurden nur dreimal und der Zilpzalp als Wintergast jeweils nur einmal gefunden. Durch Fragmente konnten Nashornkäfer, Maulwurfsgrillen sowie einige große Laubheuschrecken nachgewiesen werden.

References

Björvall, A. & S. Ullström (1986): The Mammals of Britain and Europe. – Beckenham, Kent.

Bolton, M. (1987): An Atlas of Wintering Birds in the Western Algarve. – A Rocha Occas. Publ. Number 1, Cruzinhas, Mexilhoeira Grande.

Campos, F. (1978): Regimen Alimenticio de *Tyto alba* en las Provincias de Salamanca y Zamora. – Ardeola 24: 105–119.

Corbet G. & D. Ovenden: (1982): Pareys Buch der Säugetiere. – Hamburg & Berlin.

Diez Villacanas, C. & C. Morillo (1974): Contenido de egagropilas de *Tyto alba* de Galapagar (Madrid). – Ardeola 19: 395–396.

Engels, H. (1972): Kleinsäuger aus Portugal. – Bonn. zool. Beitr. 23: 79–86.

Garde, J. M. & M. C. Escala (1993): Depredacion y Seleccion intraespecifica de la Rata de Agua *(Arvicola sapidus)*. – Ardeola 40: 173–175.

Genoud, M. & R. Hutterer (1990): *Crocidura russula* (Hermann, 1780) – Hausspitzmaus. – In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds). Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 3/1.Wiesbaden.

Görner, M. & H. Hackethal (1987): Säugetiere Europas. – Leipzig, Radebeul.

Herrera, C. M. (1974a): Regimen alimenticio de *Tyto alba* en Espana suboccidental. – Ardeola 19: 359–394.

Herrera, C. M. (1974b): Trophic diversitiy of the Barn owl *Tyto alba* in continental Europe. – Ornis. Scand. 5: 181–191.

MacDonald, D. & P. Barret (1993): Mammals of Britain & Europe. – London.

März, R. (1987): Gewöll- und Rupfungskunde. – Berlin.

Niethammer, J. (1970): Über Kleinsäuger aus Portugal. – Bonn. zool. Beitr. 21: 89–118.

Niethammer, J. (1982): *Microtus duodecimcostatus* (de Selys-Longchamps, 1839) Mittelmeer-Kleinwühlmaus. – In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/I, Wiesbaden.

Niethammer, J. & F. Krapp (1978 u. 1990): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1 u. 3/1., Wiesbaden.

Ramalhinho, M. D. G. & M. D. L. Madueira (1979): About the geographical and ecological distribution of some Portuguese small mammals. – Bolm. Soc. port. Cienc. nat. 19: 147–156.

Sans-Coma, V., R. Fons & I. Vesmanis (1981): Eine morphometrische Untersuchung am Schädel der Etruskerspitzmaus, *Suncus etruscus* (Savi, 1822) aus Süd-Frankreich. – Zool. Abh. Staatl. Mus. Tierk. Dresden 37: 1–31.

Spitzenberger, F. (1990): *Suncus etruscus* (Savi, 1822) – Etruskerpitzmaus. – In: Niethammer, J. & F. Krapp (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas: – Bd. 3/1. Wiesbaden.

Temme, M. (2000): Gewöllinhalte der Schleiereule *Tyto alba* bei Albernoa, Provinz Alentejo, Portugal. – Ornith. Mitt. 52: 219–228.

Dr. Manfred Temme, Alter Horst 18, 26548 Norderney, Germany.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 4	S. 355–368	Bonn, Januar 2003

A study on the geographical distribution along with habitat aspects of rodent species in Turkey

N. Yiğit, E. Çolak, M. Sözen & S. Özkurt

Abstract. Rodent species were collected in 20 selected localities, and these localities were then compared with regard to rodent species composition. A total of 41 rodent species was found in these localities, the number in each locality ranging from 9 to 17. Species previously recorded in mixed and deciduous forest in northern Asiatic Turkey, such as *Glis glis*, *Muscardinus avellanarius*, *Microtus subterraneus*, *Microtus roberti*, *Microtus majori*, *Sciurus vulgaris* and *Clethrionomys glareolus*, were not found in forested localities in west and south Asiatic Turkey with a dry summer season. *Apodemus agrarius* was only recorded from the Thracian region of Turkey. Similar habitats in different localities supported rodent assemblage with considerable differences in species composition. Vegetation structure, climate, and elevation were found to be the main factors affecting the distribution of rodent species in Turkey.

Key words. Rodent species, ecological analysis, biogeography, geographical ecology, Turkey.

Introduction

Turkey comprises 775.000 km^2 in Asia and 4.450 km^2 in Europe (Thrace), 779.450 km^2 in total. Corbet (1978) listed 217 rodent species in the Palaearctic region, including Turkey. Demirsoy (1996) stated in his brief review, 'The mammals of Turkey', that 61 rodent species occur in Turkey. The following authors have contributed to the known Turkish rodent fauna by providing distributions and records of new species and subspecies: Danford & Alston (1877); Thomas (1897, 1903, 1906 & 1919); Barret-Hamilton (1900); Nehring (1903); Satunin (1908); Miller (1908); Blackler (1916); Aharoni (1932); Neuhäuser (1936); Ellerman (1951); Misonne (1957); Kahmann (1961); Spitzenberger & Steiner (1964); Osborn (1962 & 1965); Steiner & Vauk (1966); Lehmann (1966 & 1969), Lay (1967); Felten & Storch (1968); Felten et al. (1971 & 1973); Mursaloğlu (1965 & 1973); Spitzenberger (1971 & 1978); Morlok (1978); Kıvanç (1983 & 1986); Doğramacı (1989); Doğramacı et al. (1994); Kurtonur & Özkan (1991); Çolak & Kıvanç (1991); Çolak et al. (1994, 1997a, 1997b, 1998 & 1999); Kefelīoğlu (1995); Filipucci et al. (1996); Coşkun (1996 & 1997); Yiğit et al. (1997a, 1997b, 1998a 1998b & 1998c); Yiğit & Çolak (1999); Özkurt et al. (1999). The number of rodent species in Turkey is now 61 according to the latest records. Although many rodent species have wide distribution areas in Turkey, information on geographical distributions, habitat peculiarities and ecology are insufficient. However, many studies on various aspects of rodent population structure, zoogeography, and ecology have been conducted in neighbouring areas by Thomas (1905); Zahavi & Wahrman (1957); Bodenheimer (1958); Misonne (1959); Hatt (1959); Ondrias (1966); Haim & Tchernov (1974); Atallah (1977);

Brown (1980). Land-use activities in Turkey such as farming in natural steppe areas, urban building and forestry dangerously affect the preservation of natural conditions for wildlife. That is why rodent species, like other mammal species, are threatened with extinction. The aims of this study were to inform authorities establishing conservation areas, and to contribute to the composition of species and distribution areas of rodent species in Turkey, as well as further investigations.

Materials and Methods

This study, carried out between the years 1991 and 1997, is based on specimens caught in various localities in Turkey (Fig. 1). These were generally the type localities and record areas of certain species, and detailed descriptions are provided here from 20 localities. When there were different habitat types in a selected locality, they were studied separately, each one consisting of close to the 500 1 ha plots. Meteorological records such as precipitation, mean temperature of the coldest month (m), mean temperature of the warmest month (M) and elevation of each locality were obtained from the nearest meteorological station. In addition, vegetation structure, and the latitude and longitude of the localities were determined. Field studies were usually conducted in spring and summer months. We worked in 20 localities in periods of 3 days between 1991–1997. 200 snap traps and 50 Sherman live traps were set in the field daily in the afternoon, and checked early in the morning so that trapped specimens would not be damaged by insects. Some of these traps were also set on tree branches to catch arboreal rodent species. Traps were baited with a mixture of roasted peanuts and bread. *Allactaga* species were caught with small insect nets thrown from a slowly moving car at night, and special traps were used to catch fossorial species. Four external character measurements (head and body, tail, hind foot and ear) and body weight were taken in the field. Cranial examinations were used along with these measurements to identify species. Additionally, the checklists of Corbet (1978) and Harrison & Bates (1991) were referred to for the identification of these species. The similarity coefficients were computed in order to compare rodent species composition in the localities by using NTSYS-pc computer programme according to Rohlf (1988). Skin and skulls of specimens were deposited at the University of Ankara, Faculty of Science, Department of Biology.

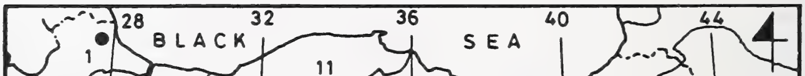


Fig. 1. Map showing localities of Turkish rodents recorded in this study. 1: Velika, Kırklareli, 2: Bayındır, İzmir, 3: Ovacık, İzmir, 4: Demirci, Manisa, 5: Çardak, Denizli, 6: Çığlıkara, Antalya, 7: Kılbasan, Karaman, 8: Gökçekısık, Eskisehir, 9: Abant, Bolu, 10: Yenikonak, Bursa, 11: Tosya, Kastamonu, 12: Yıldızelī, Sivas, 13: Türkoğlu, Kahramanmaras, 14: Kilis, 10 km east, 15: Ceylanpınar, Sanlıurfa, 16: Darende, Malatya, 17: Van, 10 km south, 18: Aralık, Iğdır, 19: Sümela, Trabzon, 20: Kars and Ardahan.

Abbreviations in text: **1. VEL:** Velika, Kırklareli, **2. BAY:** Bayındır, İzmīr, **3. OVA:** Ovacık, İzmīr, **4. DEM:** Demirci, Manisa, **5. ÇAR:** Çardak, Denizli, **6. ÇIG:** Çığlıkara, Antalya, **7. KIL:** Kılbasan, Karaman, **8. GOK:** Gökçekısık, Eskişehir, **9. ABA:** Abant, Bolu, **10. YEN:** Yenikonak, Bursa, **11. TOS:** Tosya, Kastamonu, **12. YIL:** Yıldızelī, Sivas, **13. TUR:** Türkoğ lu, Kahramanmaraş, **14. KILS:** Kilis, 10 km east, **15. CEY:** Ceylanpınar, Şanliurfa, **16. DAR:** Darende, Malatya, **17. VAN:** Van, 10 km south, **18. ARA:** Aralık, Iğdır, **19. SUM:** Sümela, Trabzon, **20. KA:** Kars and Ardahan.

Results and Discussion

During this study, 41 rodent species were captured in 20 localities in Turkey (Fig.1). Of these, *Cricetulus migratorius, Rattus rattus*, and *Mus* aff. *musculus*, occurring in all localities studied, were identified as wide-ranging species. *Rattus norvegicus* were not trapped in localities studied that consist of rural areas, but this species is very common around urban areas (Yiğit et al. 1998a). *Apodemus hermonensis* and *Dryomys nitedula* were recorded in 16 and 15 different localities, respectively (Table 1). *A. hermonensis* was first reported in western Turkey by Filipucci et al. (1996). The following species, previously recorded from Turkey (Danford & Alston 1877; Thomas 1897; Thomas 1905; Neuhäuser 1936; Misonne 1957; Spitzenberger 1971 & 1978; Mursaloğlu 1973; Çolak & Kıvanç 1991; Doğramacı et al. 1994; Kıvanç et al. 1997a), were not taken in any of the localities studied: *Spermophilus citellus, Microtus arvalis, Microtus gud, Arvicola terrestris, Micromys minitus, Myomymus roachi, Eliomys quercinus, Dryomys pictus, Meriones persicus, Meriones libycus, Tatera indica, Nesokia indica, Acomys cilicicus, Calomyscus bailwardi* and *Myocastor coypus*. Another species, *Spalax nehringi*, was recently recorded from Turkey by Coşkun (1996); its occurrence and taxonomic status are under discussion. We did capture *S. citellus, A. terrestris, M. persicus, A. cilicicus* and *Rattus norvegicus* in other localities of Turkey, but not in localities described in this article (Kıvanç et al. 1997a; Yiğit & Çolak 1999; Özkurt et al. 1999; Yiğit et al. 1998a). In addition, we were told of the occurrence of *Castor fiber* in some virgin rivers in the coastal region of northern Anatolia by our colleagues and villagers.

Locality 11 had the highest rodent number with 17 species, followed by localities 9, 14 and 15 with 16 species each; locality 9 had the lowest rodent number with nine species (Table 1). Although we carried out thorough field studies in locality 14, we did not capture *Meriones sacramenti, M. libycus, M. vinogradovi, Nesokia indica and Tatera indica*, all recorded at locality 14 by Misonne (1957). Zahavi & Wahrman (1957) stated that *M. sacramenti* is endemic to Israel and was wrongly reported from this locality.

The similarity coefficient between the localities ranged from 1 to 0.512 (Table 2). Cluster analyses showed that the 20 localities studied formed three main clusters: the first is the northern localities (1, 9, 10, 19); the second is the western and central Anatolian localities (2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12, 16, 17, 18, 20); and the third is the south-eastern localities (13, 14, 15) (Fig. 2). The similarity coefficient ranged from 0.88 to 0.78 among localities of first main clusters, which are completely covered with mixed and deciduous forest. M and m values among these localities are also similar to each other (Tables 2, 3, 4). Seven rodent species (*Sciurus anomalus, C. migratorius, D. nitedula, Glis glis, Apodemus flavicollis, R. rattus, M.* aff. *musculus*) commonly occur in these four localities (Table 1). The main differences were the

Table 1. Rodent species trapped and their distribution according to the localities (+: occurrence status).

The Localities and their numbers	VEL 1	BAY 2	OVA 3	DEM 4	CAR 5	CIG 6	KIL 7	GOK 8	ABA 9	YEN 10	TOS 11	YIL 12	TUR 13	KILS 14	CEY 15	DAR 16	VAN 17	ARA 18	SUM 19	KA 20
Rodent Species																				
Spermophilus xanthoprymnus			–	–	+	–	+	+	–	–	+	+	–	–	–	+	+	+	–	+
Sciurus anomalus	+	+	+	+	–	+	–	+	+	+	+	–	–	–	–	+	–	–	+	+
Sciurus vulgaris	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Mesocricetus brandti	–	–	–	–	+	–	+	+	–	–	+	+	–	–	–	+	+	+	–	+
Mesocricetus auratus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–
Cricetulus migratorius	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Meriones tristrami	–	+	–	+	+	–	+	+	–	–	+	–	+	+	+	+	–	+	–	–
Meriones vinogradovi	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Meriones meridianus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Meriones crassus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Gerbillus dasyurus	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–
Clethrionomys glareolus	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Microtus guentheri	–	+	–	+	+	+	+	+	+	–	+	–	+	+	+	–	–	–	–	–
Microtus subterraneus	+	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Microtus roberti	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Microtus nivalis	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Microtus irani	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–
Microtus socialis	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	+	+	+	–	–	+
Microtus epiroticus	+	–	–	–	+	–	+	+	+	–	+	+	–	–	–	+	+	+	+	+

Table 1. ctd.

Rodent Species																				
Microtus majori	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Prometheomys schaposchnikowi	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Ellobius lutescens	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Spalax leucodon	–	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+	–	–	–	+	+	+	–	+
Spalax ehrenbergi	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–
Dryomys nitedula	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	–	–	+	+	–	+	–
Dryomys laniger	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Muscardinus avellanarius	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Glis glis	+	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Apodemus sylvaticus	+	+	+	+	+	–	–	–	+	–	+	–	+	+	+	+	+	+	+	+
Apodemus flavicollis	+	+	+	+	+	–	+	+	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Apodemus agrarius	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Apodemus mystacinus	+	+	+	+	–	+	+	+	–	+	–	+	–	+	+	+	+	–	+	–
Apodemus hermonensis	–	–	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	–
Apodemus uralensis	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Rattus rattus	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mus aff. *musculus*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Sicista caucasica	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Allactaga williamsi	–	–	–	+	+	–	+	+	–	–	+	+	–	–	–	+	+	+	–	+
Allactaga euphratica	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–
Allactaga elater	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Hystrix indica	–	+	+	+	–	+	+	–	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–
Total numbers	**13**	**12**	**11**	**14**	**12**	**15**	**15**	**16**	**13**	**17**	**12**	**9**	**16**	**15**	**14**	**13**	**14**	**13**	**15**	**14**

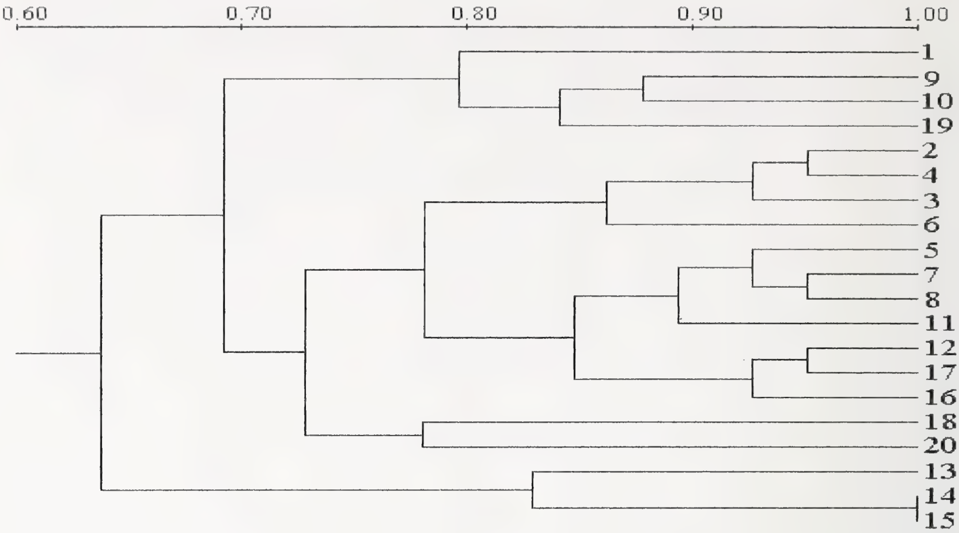


Fig. 2. UPGMA clustering of Simqual matrix for rodent composition of 20 localities studied.

occurrence of *Microtus subterraneus and Apodemus agrarius* in locality 1 and *Microtus roberti and M. majori* in locality 19. A detailed report was provided for *M. subterraneus* and *M. majori* by Çolak et al. (1998), contributing to the distribution of *M. majori* and *M. subterraneus* in northern Anatolia, and it noted that *M. majori* does not occur in Abant (locality 9). The first and second main clusters therefore joined at similarity 0.68.

The second main clusters consist of localities selected in western, central and eastern Turkey (Fig. 1). The similarity coefficient among these localities ranged from 0.95 to 0.73 (Table 2). This group is composed of four sub-clusters. The localities 2, 3, 4 and 6 constitute the first sub-cluster and are located in the coastal region of western and south-western Asiatic Turkey, respectively. When localities 2, 3, 4 were compared to locality 6, the four localities joined at similarity 0.85 to form sub-clusters (Table 2). The climatic and vegetation peculiarities of these localities are given in tables 3, 4. Although the climatic data and vegetation were very similar among these localities, *Dryomys laniger* and *Microtus nivalis* were only recorded in locality 6, the former being an endemic rodent species for Asiatic Turkey. The factors restricting its distribution in other forest areas are still unknown. *M. nivalis, M. guentheri* and *D. nitedula* were previously reported in locality 6 by Spitzenberger (1978) and Kıvanç et al (1997b). Steppe species such as *Cricetulus migratorius, Meriones tristrami* and *Allactaga williamsi* were caught in some parts of locality 4 where the forest had been cleared. Locality 2 is also at the western edge of the distribution of *M. tristrami* (Thomas 1905 & 1919). According to our finding, *Clethrionomys glareolus, Microtus subterraneus, M. majori, Glis glis and Muscardinus avellanarius*, which are distributed in the northern localities, do not occur in the localities 2, 3, 4 and 6 which have very dry summer months (Table 3). We suspect that differences in climatic data, especially in precipitation, cause them to be absent from these localities.

The second sub-clusters consist of localities 5, 7, 8 in central and 11 in northern Anatolia (Fig. 1). The similarity coefficients vary between 0.95 and 0.89 in these localities (Table 2). Localities 5, 7 and 8 are characterized by steppe, and so the flora is composed mainly of steppe plants presented in table 4. However, some parts of locality 8 are covered with oak forest and bushes. Although northern Anatolia is generally covered with mixed forest, grain and rice fields are very abundant in locality 11. Because of this, steppe species such as *M. tristrami, A. williamsi* and *Mesocricetus brandti* manage to penetrate into this locality. Thus, locality 11 was determined to be near their range boundary in north-west Asiatic Turkey (Çolak et al. 1994; Yiğit at al. 1998b). In addition, we caught *S. anomalus* in locality 8 which has some forest areas. The climatic data of localities 5, 7 and 8 were very similar, but the m value of locality 5 was considerably higher than in localities 7 and 8. The main climatic difference between localities 5, 7, 8 and 11 is precipitation (Table 3). When these localities were compared with localities 12, 17, 16, which constitute the third sub-clusters and are also characterized by steppe (Fig. 1), the similarity coefficient between localities 5, 7, 8 and 11 and locality 12, 16 and 17 joined at similarity 0.85 (Table 2). The main differences among these localities are the occurrence of *Ellobius lutescens* in locality 17, and the absence of *M. tristrami* in localities 12, 17. *E. lutescens* was previously recorded from locality 17 by Coşkun (1997). The high mountains that extend diagonally from south Anatolia to north-east Anatolia should be considered as the main factors preventing *E. lutescens* from penetrating into central Anatolia. Although extensive field studies have been carried out in localities 12 and 17, we did not catch *M. tristrami* in these localities. The factor restricting *M. tristrami*'s distribution in these localities is still unclear.

Table 2. Simqual similarity matrix for qualitive data of 20 localities studied (see Table 3).

1.000																			
0.780	1.000																		
0.804	0.926	1.000																	
0.731	0.951	0.926	1.000																
0.682	0.804	0.780	0.853	1.000															
0.682	0.853	0.878	0.853	0.707	1.000														
0.658	0.829	0.804	0.878	0.926	0.780	1.000													
0.707	0.829	0.804	0.878	0.926	0.780	0.951	1.000												
0.780	0.756	0.780	0.756	0.756	0.707	0.682	0.731	1.000											
0.804	0.731	0.804	0.731	0.634	0.731	0.658	0.707	0.878	1.000										
0.707	0.780	0.756	0.829	0.926	0.682	0.853	0.902	0.829	0.707	1.000									
0.682	0.707	0.780	0.756	0.853	0.756	0.878	0.878	0.658	0.682	0.780	1.000								
0.658	0.829	0.804	0.829	0.780	0.780	0.756	0.707	0.682	0.658	0.707	0.682	1.000							
0.536	0.707	0.682	0.707	0.609	0.658	0.634	0.585	0.512	0.536	0.536	0.609	0.829	1.000						
0.536	0.707	0.682	0.707	0.609	0.658	0.634	0.585	0.512	0.536	0.536	0.609	0.829	1.000	1.000					
0.707	0.780	0.804	0.829	0.878	0.731	0.853	0.902	0.682	0.658	0.853	0.926	0.707	0.634	0.634	1.000				
0.682	0.707	0.780	0.756	0.853	0.707	0.829	0.829	0.658	0.634	0.780	0.951	0.682	0.609	0.609	0.926	1.000			
0.609	0.682	0.658	0.682	0.829	0.585	0.756	0.756	0.585	0.512	0.756	0.780	0.707	0.536	0.536	0.804	0.780	1.000		
0.804	0.731	0.804	0.731	0.682	0.682	0.658	0.707	0.829	0.853	0.756	0.682	0.658	0.536	0.536	0.707	0.682	0.560	1.000	
0.682	0.658	0.682	0.658	0.756	0.609	0.682	0.731	0.609	0.536	0.731	0.804	0.634	0.512	0.512	0.829	0.804	0.780	0.585	1.000

Table 3. Average monthly precipitation by season and M and m values of the localities.

The localities and their numbers	Precipitation mm^3/m^2					Climatic data M. m values
	Winter	Spring	Summer	Autumn	Total	
1. Velika / Kırklareli	102, 4	59,4	31,9	78,4	815,4	Rainy, temperate type Mediterranean climate. M: 34,4, m: 4.4
2. Bayındır / İzmir	125	50	6.3	47	684	Less rainy, temperate type Mediterranean climate. M: 34.4, m: 4.4
3. Ovacık / İzmir	129	43	1.5	45	655	Less rainy, cold type Mediterranean climate. M: 28, m: -2.2
4. Demirci / Manisa	109	64	13	49	705	Less rainy, cold type Mediterranean climate. M: 25, m: -3.1
5. Çardak / Denizli	51	44	15	24	402	Semiarid, cold type Mediterranean climate. M: 31,9, m: 0.2
6. Çiğlıkara / Antalya	96	38	13	29	528	Semiarid, cold type Mediterranean climate. M: 31,9, m: 0.2 ***
7. Kılbasan / Karaman	36	34	10	20	300	Semiarid, veryd cold type Mediterranean climate. M: 30.3, m: -3.1
8. Gökçekısık / Eskişehir	43	41	19	24	381	Semiarid, very cold type Mediterranean climate. M: 28.4, m: -3.5
9. Abant / Bolu	57	53	34	38	546	Semiarid, very cold type Mediterranean climate. M: 25.7, m: -3.1
10. Yenikonak / Bursa	160	110	37	89	1184	Rainy,cold type Mediterranean climate. M: 25, m: -1.8
11. Tosya / Kastamonu	50	51	28	27	468	Semi continental, semiarid, cold type climate. M: 27,1, m: -2.5
12. Yıldızeli / Sivas	42	55	13	22	399	Semiarid, very cold type Mediterranean climate. M: 27,8, m: -7.7
13. Türkoğlu / Kahramanmaraş	157	77	3	34	813	Less rainy, cold type Mediterranean climate. M: 35.0, m: 0.9
14. Kilis 10 km east	93	50	3	30	528	Semiarid, cold type Mediterranean climate. M: 35,0, m: -1,6
15. Ceylanpınar / Şanhurfa	54	39	0.7	16	330	Semiarid, cold type Mediterranean climate. M: 40.6, m: 0.5
16. Darende / Malatya	42	52	11	43	383	Semiarid, very cold type Mediterranean climate. M: 29.9, m: -5.1
17. Van 10 km south	34	49	9	35	381	Semiarid,very cold type Mediterranean climate. M: 28.2, m:-8.0
18. Aralık / Iğdır	15	28	10	13	198	Arid, cold type Mediterranean climate. M: 32.7, m: -8.4
19. Sümela / Trabzon	57.9	77.7	46.0	57.7	718.8	Less rainy, cold type Mediterranean climate. M: 25, m: -3.1
20. Kars and Ardahan	19.4	48.9	70.1	31	508.6	Less rainy, cold type Mediterranean climate. M: 25, m: -3.1

The fourth sub-cluster consists of localities 18, 20, and the similarity coefficient is 0.78 between localities 18 and 20, which are close to each other (Fig. 1; Table 2). This value is comparatively low, the main reason for the difference arose from locality 18. Locality 18 is interesting and its habitat is classified principally in two categories (Table 4): sandy plains toward the hillside, and marshy plains, sometimes completely flooded in the winter months. The vegetation structure of these habitat types is very different (Table 4). *Meriones meridianus, M. vinogradovi* and *Allactaga elater* are only present there. Indeed *M. meridianus and M. vinogradovi* were first recorded from Aralık by Yiğit et al. (1998c), and a subspecies of *A. elater* (*A. e. aralychensis*) was first described from Aralık by Satunin (1908). Another species of the genus *Allactaga* (*A. williamsi*) also occurs in this locality, ranging from the east to the west, except in localities 14 and 15 in southeastern Turkey. *M. meridianus* was caught only in sandy areas, and was found not to be penetrating into wet plains in locality 18. In contrast, *M. tristrami, M. vinogradovi* and *A. elater* were not caught in the sands, although *A. elater* is known to inhabit sandy areas (Shenbrot et al. 1994; Vinogradov & Argyropulo 1941). In addition, Vinogradov & Argyropulo (1941) and Heptner (1975) have described *M. meridianus* as inhabiting sandy areas, which is consistent with our findings. Detailed taxonomic studies were also performed on *M. meridianus*, *M. vinogradovi*, *A. elater* and *A. williamsi* by Yiğīt et al. (1997b & 1998c); Çolak et al. (1994 & 1997a). In localities 18 and 20, *Mesocricetus brandti*, *Sicista caucasica, Sciurus anomalus, S. vulgaris, Microtus socialis* and *Prometheomys schaposchnikowi* are distributed only in locality 20, and not in locality 18. *P. schaposchnikovi* was recorded from two different localities in north-east Turkey by Çolak et al. (1999). In addition to this, Demirsoy (1996) noted, in his brief revision, that *S. caucasica* is distrubed in north-east Turkey, and his report is consistent with our findings. These differences in species composition were probably due to elevation and climate (Table 3, 4). Annual precipitation and elevation in these localities are very different from each other; locality 20 is covered with snow for long periods during the winter unlike locality 18. Second and third main clusters join at similarity 0.64.

The third main cluster is composed of the localities 13, 14, and 15 in south-eastern Turkey (Fig. 1). Localities 14 and 15 have a similarity coefficient of 1 with each other and of 0.83 with locality 13 (Table 2, Fig. 2). Locality 13 had the lowest rodent number with nine species (Table 2). Although localities 13, 14 and 15 form a cluster, and there is geographic proximity among these localities, the rodent composition and climatic data are very different between locality 13 and localities 14, 15 (Table 1, 3, 4). Localities 14 and 15 are surrounded by highland areas in the north with an elevation of over 1000 m. The average annual precipitation of locality 13 is very different from that of localities 14 and 15, which have a dry summer period (Table 3). Thus, species accustomed to semi-arid conditions were found in localities 14 and 15. *Meriones crassus, Gerbillus dasyurus, Microtus irani, Spalax ehrenbergi* and *Allactaga euphratica* were only recorded from these localities. Whereas species that range over the central Anatolia steppes, such as *A. williamsi, M. brandti, Spermophilus xanthoprymnus, Spalax leucodon* and *Microtus epiroticus* were not caught in localities 13, 14 and 15. *M. crassus* and *G. dasyurus* were first recorded from localities 14 and 15 by Yiğīt et al. (1998c & 1997a). Additionally, the taxonomic status of *A. euphratica* and *M. irani* was revealed by Çolak et al. (1994 & 1997b). Our findings agree with the habitats specified by Haim & Tchernov (1974); Brown (1980)

Table 4. Some geographical and ecological remarks on localities in which the studies were performed. La.: Latitude, Lon.: longitude, El.: Elevation (m).

The localities	La.	Lon.	El.	The peculiarity of the localities and dominant plant species
1. Velika / Kırklareli	41.49	27.46	800	This locality consists of mixed forest with *Philyrea latifoloa, Fagus orientalis, Quercus pubescens, Quercus cerris.*
2. Bayındır / İsmir	38.13	37.39	100	This locality partly consists of cultivated areas, open hill sides, olive trees and shrubs (*Pinus brutia, Cistus creticus, Rhus coriaria, Olea europaea* var. *oleaster, Pistacia lentiscus, Quercus coccifera*)
3. Ovacık / İzmir	38.8	27.45	1150	This locality was dominantly covered with pines (*Pinus brutia, Cistus creticus, Rhus coriaria, Pistacia terebinthus*)
4. Demirci / Manisa	39.03	28.39	1350	This locality has the forested areas with pine, fruits and open fields in forest (*Pinus nigra* ssp. *pallasiana, Quercus cerris, Q. pubescens*)
5. Çardak / Denizli	37.50	29.40	920	This locality studied consists of grain fields and steppe (*Astragalus* sp., *Medicago radiata, Festuca* sp., *Cynodon* sp., *Thymus* sp., *Polyogonum* sp.)
6. Çığlıkara / Antalya	36.43	29.55	1250	This locality was partly covered with mixed forests (*Pinus nigra* ssp. *pallasiana, Cedrus libani, Juniperus excelsa, Juniperus oxycedrus*)
7. Kılbasan / Karaman	37.19	33.11	1050	This locality consists of grain fields and steppe (plant species is the same as in Cardak / Denizli)
8. Gökçekısık / Eskişehir	39.39	30.20	900	This locality consists of grain fields and steppe (*Salvia cryptantha, Thymus spyleus, Ziziphora capitata, Teucrium polium*)
9. Abant / Bolu	40.40	31.45	1100	This locality is utterly covered with mixed forest (*Abies nordmanniana, Fagus orientalis, Corpinus betulus, Populus tremula, Quercus infectoria, Q. cerris*)
10. Yenikonak / Bursa	40.07	29.10	1025	This locality is utterly covered with mixed forest (vegetation structure is the same as in Abant / Bolu)
11. Tosya / Kastamonu	41.01	34.02	870	This locality consists of mixed forest, shrubs and grain fields (*Quercus pubescens, Cistus laurifolius, Crataequs monogyna, Cotonaastere nummalaria*).
12. Yıldızeli / Sivas	39.52	36.36	1415	This locality is high steppe with *Astragalus angustifolius, Salvia aethiopis, Senecio vernalis, Hyoscyamus niger.*
13. Türkoğlu / Kahramanmaraş	37.24	36.61	520	This locality is composed of wetland, corn fields and swamp (*Cyperus longus, Carex otrubae, Bolbochoenus maritimus, Scilla bifolia*).
14. Kilis 10 km east	36.43	37.07	650	This locality has grain fields, natural steppe and rocky hills. Plant species is the same as in Ceylanpinar / Sanhurfa.
15. Ceylanpınar / Şanhurfa	36.51	40.03	400	This locality consists of cultivated areas and natural steppes (*Hordeum* sp. *Eryngium* sp., *Securigera* sp., *Peganum* sp., *Agropyron* sp.).
16. Darende / Malatya	38.33	37.31	1200	This locality has steppe and grain fields in roughness areas (*Centranthus longiflorus, Parietaria judaica, Torilis leptophyla, Eryngium campeste*).
17. Van 10 km south	38.27	43.19	1700	This locality includes high steppe and grain fields (*Festuca valesiaca, Eremopoa songarica, Bromus danthoniae, Ornithogalum* sp.).
18. Aralik / Iğdır	39.53	44.31	825	This place is briefly composed of two types of localities. First is sandy, consists of following plant species: *Equisetum ramosimum, Atraphaxis billardieri, Crucifera* sp., *Crepis* sp., *Medicago* sp., *Euphorbia* sp., Latter is watery, plains consist of following plant species: *Juncus* sp., *Dactylis* sp., *Alysum* sp., *Erysimum* sp., *Carex* sp.
19. Sümela / Trabzon	40.47	39.37	1100	This locality is utterly covered with mixed forest (*Castanea sativa, Alnus glutinosa, Picea orientalis, Fagus orientalis, Juglans regia, Carpinus orientalis*).
20. Kars and Ardahan	41.07	42.43	1829	This locality is high steppe, and is dominantly covered with *Bromus tomentellus, Festuca valesiaca, Astragalus microcephalus, Agroppyron repens, Echinops ritrio, Eryngium campestre.*

and Shenbroth et al. (1994). We conclude that the cold climate and elevation affect the distribution of the species recorded from localities 14 and 15 into central Anatolia.

The similarity in the species compositions was found to vary greatly in localities with similar habitats such as forests, steppes, sands and wetlands. The temperature, elevation, precipitation and humidity were also found to vary from locality to locality, all of which are factors contributing to species composition in Turkey. The climatic diversity, geographic barriers that extend from south-eastern into northern Anatolia, and the connection of Anatolia with three continents, Europe, Asia and Africa, all resulted in faunistic and floristic diversity. Arboreal rodent species from the European continent, steppe species from Caucasia and arid-semi arid land species from Africa occupy different habitats in Anatolia. Niethammer & Krapp (1978 & 1982) stated that 61 rodent species live in the European continent. Considering Niethammer & Krapp (1978 & 1982), it can be said that Turkey is very rich in rodent species compared to the European continent.

Acknowledgements

This study was funded in part by the Research Fund of the Ankara University (No: 91250055, 91250072, 95050301, 96050306, 97050304, 98050308) and The Scientific and Technical Research Council of Turkey (TÜBÝTAK) (TBAG: 1186 and 1187). We thank Dr. Latif Kurt for identifying plant species and for his many helpful comments.

Zusammenfassung

An 20 ausgesuchten Orten der Türkei wurden Nagerarten gesammelt. Diese Orte wurden dann auf Artenzusammensetzung untersucht und miteinander verglichen. Insgesamt wurden 41 Nagerarten gefunden, 9 bis 17 an jedem Ort. Arten, die früher in Misch- und Laubwald in der nordasiatischen Türkei festgestellt worden waren, wie *Glis glis, Muscardinus avellanarius, Microtus subterraneus, Microtus roberti, Microtus majori, Sciurus vulgaris* und *Clethrionomys glareolus*, wurden in bewaldeten Gegenden der west- und südasiatischen Türkei mit trockenem Sommer nicht gefunden. *Apodemus agrarius* wurde nur im türkischen Thrakien verzeichnet. Ähnliche Habitate an verschiedenen Orten hatten Nageransammlungen mit beträchtlichen Unterschieden in der Artenzusammensetzung. Vegetation, Klima und Höhe wurden als Hauptfaktoren für die Verbreitung von Nagerarten in der Türkei ermittelt.

References

Aharoni, B. (1932): Die Muriden von Palastina und Syrien. – Z. Säugetierk. 11: 161–240.

Atallah, S. I. (1977): Mammals of the eastern Mediterranean region: their ecology, systematics and zoogeographical relationships. – Säugetierk. Mitt. 26: 1–50.

Barrett-Hamilton, G. E. H. (1900): On geographical and individual variation in *Mus sylvaticus* and its allies. – Proc. Zool. Soc. Lond. 1900: 378–428, pl. 25.

Blackler, W. F. G. (1916): On a new species of *Microtus* from Asia Minor. – Ann. Mag. nat. Hist. 17: 426–427.

Bodenheimer, F. S. (1958): The present taxonomic status of the terrestrial mammals of Palestine. – Bull. Res. Counc. of Israel 7b: 165–190.

Brown, R. E. (1980): Rodents of the Kavir National Park, Iran. – Mammalia 44: 89–96.

Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. – Brit. Mus. Nat. Hist. & Cornell Univ. Press, London.

Coşkun, Y. (1996): A new subspecies of *Spalax nehringi* (Satunin, 1898) (Rodentia: Spalacidae) from Turkey. – Säugetierk. Mitt. 37: 103–109.

Coşkun, Y. (1997): Türkiye *Ellobius lutescens* Thomas, 1897 (Rodentia: Cricetidae) Türünün Morfolojik ve Karyolojik Özellikleri. – Tr. J. Zoology 21: 349–354.

Çolak, E. & E. Kıvanç (1991): Distribution and taxonomic status of genus *Clethrionomys* Tilesius, 1850 (Mammalia: Rodentia) in north Anatolia. – Commun. Fac. Sci. Univ. Series C, V. 9: 1–16.

Çolak, E., E. Kıvanç & N. Yiğit (1994): A study on taxonomic status of *Allactaga euphratica* Thomas, 1881 and *Allactaga williamsi* Thomas, 1897 (Rodentia: Dipodidae) in Turkey. – Mammalia 58: 591–600.

Çolak, E., E. Kıvanç & N. Yiğit (1997a): *Allactaga elater aralychensis* (Satunin, 1901) in Taksonomik Durumu ve Yayilisi. – Tr. J. Zoology 21: 355–360.

Çolak, E., N. Yiğit, M. Sözen & Þ. Özkurt (1997b): Distribution and taxonomic status of the genus *Microtus* (Mammalia: Rodentia) in south-eastern Turkey. – Israel J. Zoology, 43: 391–396.

Çolak, E., N. Yiğit, M. Sözen & Þ. Özkurt (1998): A study on taxonomic status of *Microtus subterraneus* (de Selys Longchamps, 1836) and *Microtus majori* Thomas, 1906 (Mammalia: Rodentia), in Turkey. – Tr. J. Zoology 22: 119–129.

Çolak, E., N. Yiğit & R. Verimli (1999): On the karyotype of the long-clawed mole rat, *Prometheomys schapochnikovi* Satunin, 1901 (Mammalia: Rodentia) in Turkey. – Z. Säugetierk. 64: 1–2.

Danford, C. G. & E. R. Alston (1877): On the mammals of Asia Minor. – Proc. Zool. Soc. London 270–282.

Demirsoy, A. (1996): Türkiye Omurgalıları “Memeliler”. – Çevre Bakanlığı Çevre Koruma Genel Müdürlügü Proje no: 90 – K – 1000 – 90, Ankara.

Doğramacı, S. (1989): Türkiye Memeli Faunası için Yeni Bir Tür, *Microtus epiroticus* (Mammalia: Rodentia). – Tr. J. Zoology 13: 197–203.

Doğramacı, S., H. Kefelioğlu & I. Gündüz (1994): Türkiye *Spermophilus* (Mammalia: Rodentia) Cinsinin Karyolojik Analizi. – Tr. J. Zoology 18 (3): 167–170.

Ellerman, J. R. (1948): Key to the Rodents of south-west Asia in the British museum collection. – Proc. Zool. Soc. 118: 765–816.

Felten, H. & G. Storch (1968): Eine neue Schläferart *Dryomys laniger* n. sp. aus Kleinasien (Rodentia: Gliridae). – Senckenberg. Biol. 49: 429–435.

Felten, H., F. Spitzenberger & G. Storch (1971): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens, Teil 1. – Senckenberg. Biol. 52: 393–424.

Felten, H., F. Spitzenberger & G. Storch (1973): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens, Teil 2. – Senckenberg. Biol. 54: 227–290.

Filipucci, M. G., G. Storch & M. Macholan (1996): Taxonomy of the genus *Sylvaemus* in Western Anatolia – Morphological and electrophoretic evidence. – Senckenberg. Biol. 75: 1–14.

Haim, A. & E. Tchernov (1974): The distribution of myomorph rodents in the Sinai Peninsula. – Mammalia 38: 201–223.

Harrison, D. L. & P. J. J. Bates (1991): The Mammals of Arabia. – Second Edition. Harr. Zool. Museum Pub. Kent, England.

Hatt, R. T. (1959): The mammals of Iraq. – Miscellaneous Publs Mus. Zool. Univ. Mich. 106: 1–113.

Heptner, W. G. (1975): Über einige Besonderheiten der Formbildung und der geographischen Verbreitung der Rennmaus, *Meriones* (*Pallasiomys*) *meridianus* Pallas, 1773. – Z. Säugetierk. 40: 261–269.

Kahmann, H. (1961): Beiträge zur Säugetierkunde der Türkei. 2. Die Brandmaus (*Apodemus agrarius* Pallas, 1774) in *Thrakien* und die südeuropäische Verbreitung der Art. – Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul 26: 87–106.

Kefelīoğlu, H. (1995): Türkiye *Microtus* (Mammalia: Rodentia) Cinsinin Taksonomisi ve Yayılısı. - Tr. J. Zoology 19: 35–63.

Kıvanç, E. (1983): Die Haselmäuse, *Muscardinus avellanarius* L., in der Türkei. – Bonn. zool. Beitr. 34: 419–428.

Kıvanç, E. (1986): *Microtus* (*Pitymys*) *majori* Thomas, 1906 in der europäischen Türkei. – Bonn. zool. Beitr. 37: 39–42.

Kıvanç, E., M. Sözen, E. Çolak & N. Yiğit (1997a): Karyologic and phallic aspects of spiny mouse, *Acomys cilicicus* Spitzenberger, 1978 (Rodentia: Muridae) in Turkey. – Tr. J. Zoology 21: 167–169.

Kıvanç, E., M. Sözen, E. Çolak & Yiğit, N. (1997b): Karyologic and phallic characteristics of *Dryomys laniger* Felten and Storch, 1968 (Rodentia: Gliridae) in Turkey. – Israel J. Zool. 43: 401–403.

Kurtonur, C. & B. Özkan (1991): New records of *Myomimus roachi* (Bate, 1937) from Turkish Tharace (Mammalia: Rodentia: Gliridae). – Senckenberg. biol. 71: 239–244.

Lay, D. M. (1967): A study of the mammals of Iran, resulting from the street Expedition of 1962–63. – Fieldiana Zool. 54: 1–282.

Lehmann, E. von (1966): Taxonomische Bemerkungen zur Säugerausbeute der Kumerloeveschen Orientreisen. – Zool. Beitr. 12: 251–317.

Lehmann, E. von (1969): Eine neue Säugetieraufsammlung aus der Türkei im Museum Koenig (Kumerloeve-Reise 1968). – Zool. Beitr. 15: 299–327.

Miller, G. S. (1908): New mammals from Asia Minor. – Ann. Mag. nat. Hist. 1: 102–103.

Misonne, X. (1957): Mammifères de la Turquie Sub-orientale et du nord de la Syrie. – Mammalia 21: 53–57.

Misonne, X. (1959): Analyse zoogéographique des mammifères de l'Iran. – Mem. Inst. Sci. Natur. Belg. Bruxelles 2:1–157.

Morlok, W. F. (1978): Nagetiere aus der Türkei (Mammalia: Rodentia). – Senckenberg. Biol. (3–4) 59: 155–162.

Mursaloğlu, B. (1965): Geographic variation in *Citellus citellus* (Mammalia: Rodentia) in Turkey. – Türk Biol. Derg. 10: 78–109.

Mursaloğlu, B. (1973): New records for Turkish rodents (Mammalia). – Communications (C) 17: 214–219.

Nehring, A. (1903): Über eine Springmaus aus Nordwest-Kleinasien (*Allactaga williamsi laticeps*, n. subsp.). – Sitz. Ges. naturf. Freunde 4: 357–360.

Neuhäuser, G. (1936): Die Muriden von Kleinasien. – Z. Säugetierk. 2: 161–236.

Niethammer, J. & F. Krapp (1978): Handbuch der Säugetiere Europas. – Akademische Verlagsgesellschaft, Band I Rodentia I. Wiesbaden, Germany.

Niethammer, J. & F. Krapp (1982): Handbuch der Säugetiere Europas. – Akademische Verlagsgesellschaft, Band 2/1 Rodentia II. Wiesbaden, Germany.

Ondrias, J. C. (1966): The taxonomy and geographical distribution of the rodents of Greece. – Säugetierk. Mitt. 14: 1–136.

Osborn, D. J. (1962): Rodents of subfamily Microtinae from Turkey. – J. Mammalogy 43: 515–529.

Osborn, D. J. (1965): Rodents of subfamilies Murinae, Gerbillinae, and Cricetinae from Turkey. – The journal of the Egyptian Public Health Association XL: 401–421.

Özkurt, Þ., E. Çolak, N. Yiğit, M. Sözen & R. Verimli (1999): Contribution to karyology and morphology of *Arvicola terrestris* (Lin., 1758) in Central Anatolia. – Tr. J. Zoology 23: 253–257.

Rolf, J. F. (1988): NTSYS-pc Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, Version 1.50. – Exeter Publishing LTD, New York.

Satunin, K. A. (1908): Beiträge zur Kenntnis der Säugetierfauna Kleinasiens u. Transkaspiens. – Mitt. Kaukas. Mus. Tiflis 4: 42–141.

Shenbrot, G. I., K. A. Rogovin & E. J. J. Heske (1994): Comparison of Niche-packing and Community Organisation in Desert Rodent in Asia and North America. – Aust. J. Zool. 42: 479–499.

Spitzenberger, F. & H. Steiner (1964): *Prometheomys schaposchnikovi* in Nordost-Kleinasien. – Z. Säugetierk. 79: 116–124.

Spitzenberger, F. (1971): Zur Systematik und Tiergeographie von *Microtus* (*Chinomys*) *nivalis* und *Microtus* (*Chinomys*) *gud* (Microtinae: Mammalia) in S. Anatolien. – Z. Säugetierk. 36: 370–380.

Spitzenberger, F. (1978): Die Stachelmaus von Kleinasien, *Acomys cilicicus* n. sp. – Annaln naturhist. Mus. Wien 81: 443–446.

Steiner, H. & G. Vauk (1966): Säugetiere aus dem Beysehir Gebiet (Vilayet Konya, Kleinasien). – Zool. Anz. 176: 97–102.

Thomas, O. (1897): On two new rodents from Van, Kurdistan. – Ann. Mag. nat. Hist. (6) 20: 308–310.

Thomas, O. (1903): On two new Muridae from Smyrna. – Ann. Mag. nat. Hist. (12) 7: 188–190.

Thomas, O. (1905): On a collection of mammals from Persia and Armenia presented to the British Museum by Col. A. C. Bailward. – Proc. Zool. Soc. London 2: 519–527.

Thomas, O. (1906): New Insectivores and Voles collected by Mr. A. Robert near Trabezond. – Ann. Mag. nat. Hist. 17: 418–419.

Thomas, O. (1919): Notes on gerbils referred to the genus *Meriones*, with descriptions of new species and subspecies. – Ann. Mag. nat. Hist. 9: 263–273.

Vinogradov, B. S. & A. I. Argyropulo (1941): Fauna of the USSR. Mammals. Key to the rodents (Translated from Russian). – Leningrad Pub., Moscow.

Yiğit, N., E. Çolak, E. Kıvanç, & M. Sözen (1997a): A new gerbil from Turkey *Gerbillus dasyurus* Wagner, 1836 (Rodentia: Gerbillinae). – Israel J. Zool. 43: 13–18.

Yiğit, N., E. Kıvanç & E. Çolak (1997b): Türkiye'deki *Meriones* Illiger, 1811 (Mammalia: Rodentia) Türlerinin Teshis Karakterleri ve Yayılısı. – Tr. J. Zoology 21: 361–374.

Yiğit, N. E. Çolak, M. Sözen & S. Özkurt (1998a): The taxonomy and karyology of *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) and *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758), in Turkey. – Tr. J. Zoology 22: 203–212.

Yiğit, N., E. Kıvanç & E. Çolak (1998b): On the taxonomic status of *Meriones tristrami* Thomas, 1892 (Rodentia: Gerbillinae) in Turkey. – Zoology in the Middle East 16: 19–30.

Yiğit, N., E. Kıvanç & E. Çolak (1998c): Contribution to taxonomy and karyology of *Meriones meridianus* (Pallas, 1773) and *Meriones crassus* Sundevall, 1842 (Rodentia: Gerbillinae) from Turkey. – Z. Säugetierk. 63: 311–314.

Yiğit, N. & E. Çolak (1999): A study of the taxonomy and karyology of *Meriones persicus* (Blanford, 1875) (Mammalia: Rodentia) in Turkey. – Tr. J. Zoology 23: 269–274.

Zahavi, A. & J. Wahrman (1957): The cytotaxonomy, ecology and evolution of the gerbils and jirds of Israel (Rodentia: Gerbillinae). – Mammalia 2: 341–380.

Dr. Nuri Yiğit, Dr. Ercüment Çolak & Dr. Mustafa Sözen, University of Ankara, Faculty of Science, Department of Biology, 06100 Besevler, Ankara, Turkey; Dr. Sakir Özkurt, Gazi University, Education Faculty of Kırsehir, Department of Biology, Kırsehir, Turkey.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 50	H. 4	S. 369–370	Bonn, Januar 2003

Two replacement names and a note on the author of the shrew family Soricidae (Mammalia)

Rainer Hutterer

In the course of long-term revisionary studies of the fossil and living taxa of the Soricidae G. Fischer, 1817 (Hutterer 1995), and during work for a chapter of the new edition of the world checklist of mammals (Wilson & Reeder in prep.), a number of taxonomic and nomenclatural problems were encountered. These also include two cases of homonymy, which are discussed here and for which replacement names are proposed in accordance with article 60 of the code (ICZN 1999).

1. Replacement name for *Stirtonia* Gureev, 1979

The genus *Limnoecus* Stirton, 1930 currently includes two taxa, *L. tricuspis* Stirton, 1930 and *L. niobrarensis* Macdonald, 1947 (Harris 1998). James (1963) who compared the type specimens of both taxa concluded that *L. niobrarensis* was a synonym of *L. tricuspis*, a view not shared by Repenning (1967). Gureev (1979) concluded that both species were not closely related and he placed *L. niobrarensis* in a new genus *Stirtonia*. From the descriptions of both taxa given by Stirton (1930), Macdonald (1947) and James (1963) I am inclined to concur with Gureev (1979). However, the name proposed by him in honour of the North American palaeontologist R. A. Stirton is not available but preoccupied by *Stirtonia* Hershkovitz, 1970, a genus of fossil primate (Hershkovitz 1970, Hartwig 2002). This homonymy was also recognized by McKenna & Bell (1998). I therefore propose here a replacement name that retains the intentions of the late A. A. Gureev:

Stirtonisorex nom. nov., for *Stirtonia* Gureev, 1979 (type species: *Limnoecus niobrarensis* Macdonald, 1947: 123, Soricidae, Miocene sediments of Niobrara River, Nebraska, U.S.A.), not *Stirtonia* Hershkovitz, 1970: 6 (type species: *Humunculus tatacoensis* Stirton, 1951, Primates, Late Miocene of Colombia, Quebrada Tatacoa, upper Río Magdalena Valley). The genus is of male gender. Includes so far only one species, *Stirtonisorex niobrarensis* (Macdonald, 1947).

2. Replacement name for a West African giant shrew

Heim de Balsac (1968) named a large forest shrew from Mt Nimba (Guinea) *Crocidura odorata guineensis*, but the epithet was preoccupied by *Crocidura occidentalis guineensis* Cabrera, 1903, although this homonymy was overlooked until recently. From the same region he recorded what is now called *C. olivieri* (Lesson, 1827), under which name also currently the two other taxa are synonymized (Hutterer 1995). Recently I was able to study new specimens from the Tai National Park (Ivory Coast) collected by P. Barrière (University of Rennes). They seem to support Heim de Balsac's (1968) view of a sympatric occurrence of two species of giant shrews in West Africa. I identified one specimen from the Tai Forest as *C. olivieri*, but a second specimen resembled *Crocidura goliath* Thomas, 1906, a very large shrew confined to the Congo Basin (Hutterer 1995). The Tai specimen differs from *C. goliath* only by slightly smaller size and a shorter pelage (a long, rat-like pelage is typical of *C. goliath*). A subsequent examination of a 16s rRNA sequence of this specimen (Quéroil et al. 2003) revealed a high genetic distance compared to samples of *C. goliath* from the Congo Basin, suggesting species status for both populations. Heim de Balsac's (unavailable) name *guineensis* was proposed for the West African population. Because only one specimen was available for the genetic study, and because specimens from Central and West Africa closely conform in their phenotype, I tentatively retain the West African form in *C. goliath* and propose to call it henceforth:

Crocidura goliath nimbasilvanus nom. nov., for *Crocidura odorata guineensis* Heim de Balsac, 1968: 384, Ziela, Mt Nimba, Guinea, not *Crocidura occidentalis guineensis* Cabrera, 1903: 22, Cape San Juan, Rio Muni (Equatorial Guinea). The holotype was figured by Heim de Balsac (1968: 383).

3. Authorship of the family name

The name Soricidae has usually been credited to Fischer von Waldheim, 1817, a tradition kept in many checklists and handbooks. In 1993 Gordon Corbet pointed out to the editors and authors of "Mammal species of the world" that Fischer attained his nobel title only after the publication of his 1817 paper. This was adopted in the 1995 reprint of the world list (Wilson & Reeder 1995) but has received little attention by palaeontologists and neontologists yet.

Johann Gotthelf Fischer (1771–1835) was born in Waldheim, a small village in Saxony, Germany. After college in Freyberg he went to the University of Leipzig where he gained his doctorate in medicine. He later became professor of natural history at Mainz. In 1804 he was called to be a professor of natural history and director of the Natural History Museum at the Moscow Academy. In Russia he founded the Imperial Society of Naturalists of Moscow and became one of the leading zoologist of his time (Essig 1931, Mearns 1992). During that time he published his 1817 paper in which he named the Soricidae, Erinaceidae, and Talpidae, among others. All these family taxa should bear G. Fischer, 1817 as the correct author.

In 1835 Fischer was elevated to the nobility, and he adopted the title von Waldheim because of his affection for the village in Saxony where he was born. He died in Moscow in October 1853 at the age of eighty-two.

References

Essig, E. O. (1931): A history of entomology. – New York: The Macmillan Company.

Harris, A. H. (1998): Fossil history of shrews in North America. – Pp. 133–156 in: Evolution of shrews (J. M. Wójcik & M. Wolsan, eds.). Bialowieza: Mammal Research Institute.

Hartwig, W. C. (2002): The primate fossil record. – Cambridge: Cambridge University Press.

Heim de Balsac, H. (1968): Recherches sur la faune des Soricidae de l'ouest africain (du Ghana au Sénegal. – Mammalia 32: 379–418.

Hershkovitz, P. (1970): Notes on tertiary platyrrhine monkeys and description of a new genus from the Late Miocene of Colombia. – Folia Primatologia 12: 1–37.

Hutterer, R. (1995): Order Insectivora. – Pp. 69-130, in Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference, Second ed. (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). Washington, D. C.: Smithsonian Institution Press (corrected reprint of 1993 edition).

International Commission on Zoological Nomenclature (1999): International Code of Zoological Nomenclature, fourth edition. – London: The International Trust for Zoological Nomenclature, London.

James, G. T. (1963): Paleontology and nonmarine stratigraphy of the Cuyama Valley Badlands, California; Part 1, Geology, faunal interpretations, and systematic descriptions of Chiroptera, Insectivora, and Rodentia. – University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences 45: 1–154, 8 pls.

Macdonald, J. R. (1947): A new shrew from the Niobrara River Upper Miocene of Nebraska. – The American Journal of Science 245: 123–126.

McKenna, M. C. & S. K. Bell (1998): Classification of mammals above the species level. – New York: Columbia University Press.

Mearns, B. & R. (1992): Audubon to Xántus: the lives of those commemorated in North American bird names. – London: Academic Press.

Quéroil, S., P. Barrière, M. Colyn, R. Hutterer, A. Dudu, M. Dillen & E. Verheyen (2003): A molecular insight into the systematics of African *Crocidura* (Crocidurinae, Soricidae) using 16s rRNA sequences. – Carnegie Museum of Natural History Special Publication (submitted).

Repenning, C. A. (1967): Subfamilies and genera of the Soricidae. – United States Geological Survey Professional Paper 565: i-iv + 1–74.

Wilson, D. E. & D. M. Reeder (1995): Mammal species of the world, a taxonomic and geographic reference, Second, corrected edition. Washington, D. C.: Smithsonian Institu-tion Press.

Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn, Germany. e-mail: r.hutterer.zfmk@uni-bonn.de

BONNER ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Herausgegeben vom
Zoologischen Forschungsinstitut
und Museum Alexander Koenig
Bonn

Schriftleitung
Rainer Hutterer,
Gustav Peters &
Dieter Stüning

Band 50, Hefte 1–4, 2001/2002 ISSN 0006-7172

Redaktionelle Mitarbeit: H. von Issendorf

Vom Band 50, 2001/2002, erschienen

Hefte 1–2 (p. 1–104)	**13. Mai 2002**
Heft 3 (p. 105–292)	**30. Januar 2003**
Heft 4 (p. 293–368)	**24. Februar 2003**

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig
Adenauerallee 160, 53113 Bonn, Germany
Druck: JF.CARTHAUS, Bonn
ISSN 0006–7172

Inhalt des 50. Bandes

Baales, M.: Auf der Fährte spätglazialer Pferde bei Mertloch (Neuwieder Becken, Mittelrhein, Deutschland) 109

Berke, H.: Pferdereste aus einer spätlatènezeitlichen Opfergrube bei Inden, NW-Deutschland 135

Böhme, W. & I. Das: An overlooked but invalid senior synonym of *Chamaeleo monachus* Gray, 1865 (Squamata: Chamaeleonidae) 31

Böhme, W., siehe Ziegler, T.

Colak, E., siehe Yiğit, N.

Das, I., siehe Böhme, E.

Denys, C., siehe Van der Straeten, E.

Disney, R. H. L.: Revisionary notes on European Phoridae (Diptera) 293

Disney, R. H. L.: Is not Hennig's method of producing cladograms as defensible as those derived from parsimony algorithms? 305

Dockner, A., siehe von den Driesch, A.

von den Driesch, A., siehe Peters, J.

von den Driesch, A. & A. Dockner: Animal exploitation in medieval Siraf, Iran, based on the faunal remains from the excavations at the Great Mosque (Seasons 1966–1973) 227

Eidenmüller, B. siehe Ziegler, T.

Heinrich, D.: A comparison of animal bones from wrecks of two ships (17th and 18th century) stranded on the North Sea coast of Schleswig-Holstein 259

Hutterer, R.: Editorial 107

Hutterer, R.: Two replacement names and a note on the author of the shrew family Soricidae (Mammalia) 369

Hutterer, R. & D. Kock: Recent and ancient records of shrews from Syria, with notes on *Crocidura katinka* Bate, 1937 (Mammalia: Soricidae) 249

Kefelīoğlu, H., siehe Kryštufek, B.

Kinzelbach, R.: Der Vogel Gromphena bei Plinius: ein ausgestorbener Kranich auf Sardinien 221

Kock, D., siehe Hutterer, R.

Kryštufek, B. & H. Kefelīoğlu: Redescription and species limits of *Microtus irani* Thomas, 1921, and description of a new social vole from Turkey (Mammalia, Rodentia) 1

Lavrenchenko, L. A.: A contribution to the systematics of *Desmomys* Thomas, 1910 (Rodentia, Muridae) with the description of a new species 313

Lecompte, E., siehe Van der Straeten, E.

Özkurt, S., siehe Yiğīt, N.

Orhant, G. E. R. J.: Un nouvel Ennominae oriental: *Psilalcis stueningi* n. sp. (Lepidoptera: Geomitridae, Ennominae) 73

Peters, J. & A. von den Driesch: Archäozoologisch-kulturhistorische Auswertung frühgeschichtlicher Krokodilknochen aus Al-Ma'abda (Mittelägypten) 211

Philipp, K. M., siehe Ziegler, T.

Ratjen, H.: Records and notes on some aculeate Hymenoptera (Apidae, Vespidae, Pompilidae) of Mali, West Africa) 79

Reese, D.: On the incised cattle scapulae from the East Mediterranean and Near East 183

Schneider, H. & U. Sinsch: New bioacoustic records of *Rana bedriagae* Camerano, 1882 (Anura: Ranidae) from Turkey 35

Sinsch, U., siehe Schneider, H.

Sözen, M., siehe Yiğit, N.

Street, M.: Ein Wiedersehen mit dem Hund von Bonn-Oberkassel 269

Strelkov, P. P., siehe Tsytsulina, K.

Temme, M.: Food items in pellets of the barn owl *Tyto alba* from four sites of the Algarve, Portugal 347

Tsytsulina, K. & P. P. Strelkov: Taxonomy of the *Myotis frater* species group (Vespertilionidae, Chiroptera) 15

Turner, E.: Horse, reindeer and bison hunters at Solutré: an archaeozoological analysis of a Magdalenian bone assemblage 143

Ulrich, H. & R. M. Schmelz: Enchytraeidae as prey of Dolichopodidae, recent and in Baltic amber (Oligochaeta; Diptera) 89

Van der Straeten, E., E. Lecompte & C. Denys: *Praomys petteri*: un nouvelle espèce de Muridae africain (Mammalia, Rodentia) 329

Van Neer, W.: Archaeozoological evidence for the former presence of spotted-necked otter (*Lutra maculicollis*) in Egypt 199

Wagner, T.: Revision of Afrotropical *Monolepta* Chevrolat, 1837 (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae) Part II: Species with red elytra, pronotum and head, with descriptions of new species 49

Yiğit, N., E. Colak, M. Sözen & S. Özkurt: A study of the geographical distribution along with habitat aspects of rodent species in Turkey 355

Ziegler, T., W. Böhme, B. Eidenmüller & K. M. Philipp: A note on the coexistence of three species of Pacific monitor lizards in Australia (Sauria, Varanidae, *Varanus indicus* group) 27

Zompro, O.: *Spinohirasea crassithorax* n. gen. n. sp., eine neue Stabschrecke aus Vietnam (Phasmatodea: Phasmatidae: Lonchodinae: Menexenini) 67

Buchbesprechungen 103, 291

Verzeichnis der neuen Taxa im 50. Band

Mammalia: Soricidae
Stirtonisorex nom. nov. Hutterer, 2003 369
Crocidura goliath nimbasilvanus nom. nov. Hutterer, 2003 370

Mammalia: Vespertilionidae
Myotis frater eniseensis n. ssp. Tsytsulina & Strelkov, 2002 20

Mammalia: Muridae
Desmomys yaldeni n. sp. Lavrenchenko, 2003 320
Microtus anatolicus n. sp. Krystufek & Kefelioglu, 2002 8
Praomys petteri n. sp. Van der Straeten, Lecompte & Denys, 2003 333

Lepidoptera: Geomitridae
Psilalcis stueningi n. sp. Orhant, 2002 75

Phasmatodea: Phasmatidae
Spinohirasea n. g. Zompro, 2002 67
Spinohirasea crassithorax n. sp. Zompro, 2002 68

Coleoptera: Chrysomelidae
Monolepta clasnaumanni n. sp. Wagner, 2002 62
Monolepta ivorensis n. sp. Wagner, 2002 55
Monolepta sonsoensis n. sp. Wagner, 2002 54

INFORMATION FOR CONTRIBUTORS

Content. – *Bonner zoologische Beitraege* is a publication series of the Alexander Koenig Institute and Museum of Zoology, Bonn. It contains papers bearing on systematic and comparative zoology and related topics. Results of research carried out at the Institute or on the collections of the Museum may be given priority but other contributions are welcome.

Language. – Manuskripts may be written in German, English or French.

Submission of manuscripts. – Two copies of the manuscript should be sent to the Editor, Bonner zoologische Beitraege, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D 53113 Bonn, Germany.

Review. – Manuscripts will be reviewed by a board of associate editors and appropriate referees.

Presentation. – Manuscripts should be clear and concise in style. Telegraphic style is recommended for descriptions. Literature should be cited in abbreviated form in the text and fully in the References section. Use "&" instead of "and" when citing co-authors (see below). Before preparing the final manuscript a recent issue of *Bonner zoologische Beitraege* should be consulted.

The establishment of new taxa must conform with the requirement of the International Code of Zoological Nomenclature. Authors are expected to be familiar with the code and to comply with it. Type specimens of new taxa should be deposited in an institutional collection.

The sequence of material should be: Title, Author(s), Abstract, Key Words, Introduction, Materials and Methods, Results, Discussion, Acknowledgements, German Summary, References, Author(s') address(es), Figure legends, Tables, Figures (each numbered and identified).

Manuscripts should be typed, double-spaced throughout (including tables and legends) on one side of DIN A4 paper sheets, with a 3 cm margin all round. Computer prints will only be considered if the quality is acceptable. Pages must be numbered on top. Only scientific names of genera and lower categories should be underlined; leave other indications to the editor.

References should strictly follow the style of the journal. Abbreviations of journals should follow the World List of Scientific Periodicals or a similar work. Examples for the citation of literature are:

Dyte, C. E. (1959): Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera). – Ent. monthly Mag. 95: 139–143.

Dyte, C. E. (1975): Family Dolichopodidae. – In: Delfinado, M. D. & D. E. Hardy: A catalog of the Diptera of the Oriental region, Vol. II, 212–258. The University Press of Hawaii, Honolulu.

Schuchmann, K.-H., K. Krüger & R. Prinzinger (1983): Torpor in hummingbirds. – Bonn. zool. Beitr. 34: 273–277.

For the design of figures and tables the format of the journal (126 x 190 mm) should be considered. Tables should be kept to a minimum. Footnotes should be avoided.

Proofs. – Galley proofs will be sent to authors for correction.

Reprints. – Fifty reprints will be supplied free; additional reprints may be ordered with returned proof.

[Deutsche Fassung im nächsten Heft]

Bonner zoologische Beiträge
Band 50, Heft 4, 2002

INHALT

Revisionary notes on European Phoridae (Diptera)
R. H. L. Disney 293

Is not Hennig's method of producing cladograms as defensible as those derived from parsimony algorithms?
R. H. L. Disney 305

A contribution to the systematics of *Desmomys* Thomas, 1910 (Rodentia, Muridae) with the description of a new species
L. A. Lavrenchenko 313

***Praomys petteri*: un nouvelle espèce de Muridae africain (Mammalia, Rodentia)**
E. Van der Straeten, E. Lecompte & C. Denys 329

Food items in pellets of the barn owl *Tyto alba* from four sites of the Algarve, Portugal
M. Temme 347

A study of the geographical distribution along with habitat aspects of rodent species in Turkey
N. Yiğit, E. Colak, M. Sözen & S. Özkurt 355

Two replacement names and a note on the author of the shrew family Soricidae (Mammalia)
R. Hutterer 369

This journal is printed on acid-free paper.

HECKMAN
BINDERY, INC.
Bound-To-Please®
SEPT 03
N. MANCHESTER, INDIANA 46962

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01257 3663